

SÉRIE A, N° 1911.
N° d'ordre : 2778.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ
DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. R. PATAY

Assistant de Zoologie à la Faculté des Sciences de Rennes.

1^{re} Thèse. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE D'UN COLÉOPTÈRE (*LEPTINO-TARSA DECEMLINEATA* SAY).

ÉVOLUTION DES ORGANES AU COURS DU DÉVELOPPEMENT.

2^e Thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

14 NOV 1939

devant la Commission d'examen.

MM. CAULLERY.... *Président.*

CH. PÉREZ.... } *Examineurs.*

P.P. GRASSÉ... }

RENNES
SOCIÉTÉ SCIENTIFIQUE DE BRETAGNE

1939

SÉRIE A, N° 1911.
N° d'ordre : 2778.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ
DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. R. PATAY

Assistant de Zoologie à la Faculté des Sciences de Rennes.

1^{re} Thèse. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE D'UN COLÉOPTÈRE (*LEPTO-TARSA DECEMLINEATA* SAY).

ÉVOLUTION DES ORGANES AU COURS DU DÉVELOPPEMENT.

2^e Thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

devant la Commission d'examen.

MM. CAULLERY.... *Président.*

CH. PÉREZ.... } *Examineurs.*
P. P. GRASSÉ.. }

RENNES
SOCIÉTÉ SCIENTIFIQUE DE BRETAGNE

1939

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire..... M. MOLLIARD.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du Globe.

*Professeurs honoraire*s.



H. LEBESGUE.
Émile PICARD.
Léon BRILLOUIN.
GUILLET.
PÉCHARD.
FREUNDLER.
AUGER.
DANGEARD.

LESPIEAU.
MARCHIS.
VESSIOT.
PORTIER.
MOLLIARD.
LAPICQUE.
G. BERTRAND.
ABRAHAM.

Ch. FABRY.
Léon BERTRAND.
WINTREBERT.
DUBOSQ.
BOHN.
RABAUD.

PROFESSEURS

M. CAULLERY.... T Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Émile BOREL.... T Calcul des probabilités et Physique mathématique.
Jean PERRIN.... T Chimie physique.
E. CARTAN.... T Géométrie supérieure.
A. COTTON.... T Recherches physiques.
J. DRACH.... T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
Charles PÉREZ.... T Zoologie.
M. GUICHARD.... T Analyse et mesures chimiques.
Paul MONTEL.... T Théorie des fonctions et Théorie des transformations.
L. BLARINGHEM... T Botanique.
G. JULIA.... T Mécanique analytique et Mécanique céleste.
C. MAUGUIN.... T Minéralogie.
A. MICHEL-LÉVY. T Pétrographie.
N. T Mécanique expérimentale des fluides.
A. DENJOY.... T Application de l'analyse à la Géométrie.
L. LUTAUD.... T Géographie physique et géologie dynamique.
Eugène BLOCH.... T Physique.
G. BRUHAT.... T Physique théorique et physique céleste.
E. DARMOIS.... T Enseignement de Physique.
A. DEBIERNE.... T Physique Générale et Radioactivité.
A. DUFOUR.... T Physique (P. C. B.).
L. DUNOYER.... Optique appliquée.
A. GUILLIERMOND T Botanique.
M. JAVILLIER.... T Chimie biologique.
ROBERT-LÉVY.... T Physiologie comparée.
F. PICARD.... Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Henri VILLAT.... T Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB.... T Géologie.
P. PASCAL.... T Chimie générale.
M. FRÉCHET.... T Calcul différentiel et Calcul intégral.
E. ESCLANGON... T Astronomie.
M^{me} RAMART-LUCAS. T Chimie organique.
H. BÉGHIN.... T Mécanique physique et expérimentale.

FOCH.... Mécanique expérimentale des fluides.
PAUTHENIER.... Physique (P. C. B.).
De BROGLIE.... T Théories physiques.
CHRÉTIEN.... Optique appliquée.
P. JOB.... Chimie générale.
LABROUSTE.... Physique du Globe.
PRENANT.... T Anatomie et Histologie comparées.
VILLEY.... Mécanique physique et expérimentale.
COMBES.... T Physiologie végétale.
GARNIER.... T Mathématiques générales.
PÉRÈS.... Mécanique théorique des fluides.
HACKSPILL.... Chimie minérale.
LAUGIER.... T Physiologie générale.
TOUSSAINT.... Technique Aéronautique.
M. CURIE.... Physique (P. C. B.).
G. RIBAUD.... T Hautes températures.
CHAZY.... T Mécanique rationnelle.
GAULT.... Chimie (P. C. B.).
CROZE.... Recherches physiques.
DUPONT.... T Théories chimiques.
LANQUINE.... T Géologie structurale et Géologie appliquée.
VALIRON.... Mathématiques générales.
BARRABÉ.... Géologie structurale et géologie appliquée.
MILLOT.... Biologie animale (P. C. B.).
F. PERRIN.... Théories physiques.
VAVON.... Chimie organique.
G. DARMOIS.... Calcul des probabilités et Physique-Mathématique.
CHATTON.... T Biologie maritime.
AUBEL.... Chimie biologique.
Jacques BOURCART T Géographie physique et Géologie dynamique.
M^{me} JOLIOT-CURIE Physique générale et Radioactivité.
PLANTEFOL.... Biologie végétale (P. C. B.).
CABANNES.... Enseignement de Physique.
GRASSÉ.... Biologie animale (P. C. B.).
PRÉVOST.... Chimie (P. C. B.).
BOULIGAND.... Mathématiques.
CHAUDRON.... Chimie (P. C. B.).

Secrétaire..... A. PACAUD.

Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK

CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE D'UN COLÉOPTÈRE

[*Leptinotarsa decemlineata* (Say)]

ÉVOLUTION DES ORGANES AU COURS DU DÉVELOPPEMENT



Digitized by the Internet Archive
in 2026

A la mémoire de mon beau-père,

M. GEORGES MOREAU

Doyen de la Faculté des Sciences de Rennes
de 1903 à 1935.

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	3
TECHNIQUE	7
Évolution de la morphologie externe	Chapitre I 11
Éléments figurés du sang	— II 21
Hypoderme	— III 28
Appareil respiratoire	— IV 40
Œnocytes	— V 47
Tube digestif	— VI 50
Appareil malpighien	— VII 57
Glandes salivaires	— VIII 67
Organes génitaux	— IX 71
<i>Corpora cardiaca et allata</i>	— X 83
Vaisseau dorsal	— XI 91
Cellules péricardiales	— XII 98
Cellules adipeuses	— XIII 101
Muscles	— XIV 103
RÉSUMÉ	120
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	130
BIBLIOGRAPHIE	133

INTRODUCTION

Lorsque, sur les conseils de M. le professeur R. POISSON, j'entrepris d'étudier la métamorphose du Doryphore, je pensais me cantonner uniquement dans l'examen de la nymphe de ce Chrysomélide. Mais peut-on étudier, par exemple, les transformations que subissent les muscles sans connaître leurs dispositions chez la larve et chez l'imago? Et ne faut-il pas aussi préciser leurs insertions et, par suite, la morphologie externe et interne?

Il en est de même pour tous les organes et c'est ainsi que je fus entraîné à faire l'anatomie détaillée de la larve et de l'imago, ébauchée par L. TOWER (1918), J.-J. BOUNHIOL (1927) et J. BRUNETEAU (1928). Ce travail qui comprend une centaine de feuilles dactylographiées, dessins non compris, m'apparaît cependant trop aride et trop peu différent des recherches antérieures sur l'anatomie des Coléoptères, comme celles de STRAUSS-DURCKHEIM (1828) et de N. PATERSON (1930), pour ne citer que l'une des premières et l'une des dernières publications traitant de ces questions. C'est pourquoi je crois devoir n'en donner ici que le strict nécessaire à la clarté de certains exposés, me réservant de publier l'ensemble dans le *Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne*, quand les circonstances le permettront.

Je dus, d'autre part, pour comprendre certains phénomènes histologiques, remonter progressivement jusqu'aux premiers stades embryonnaires. Ainsi, ce travail, primitivement restreint à l'étude de la nymphose, se « mua-t-il » en une sorte de revue générale sur l'évolution des divers organes et tissus. Un seul manque à l'appel, le système nerveux.

Ce n'est pas qu'au cours de mes recherches je n'aie eu l'occasion d'en observer la formation, le développement, ainsi que la condensation et la transformation nymphales; mais, le temps m'ayant jusqu'ici manqué pour l'étudier en détail par des

techniques spéciales, je préfère remettre son étude à plus tard. Car ce travail, je le considère non comme une fin, mais, bien au contraire, comme une base de départ pour de futures recherches. J'ai également laissé de côté l'étude biochimique dont R.-G. BUSNEL (1937) s'occupe actuellement, ainsi que la cytologie fine que l'étendue du sujet ne me permettait pas d'aborder avec fruit.

Je prie le lecteur de faire deux parts de ce travail : il y a les faits que j'ai observés, dont je suis scientifiquement sûr et dont je donne l'interprétation que je crois bonne, tel le rôle de la valvule œsophagienne au cours de la nymphose. Il y a, par contre, des faits qui ont été observés par certains auteurs et que je me suis efforcé de déceler chez le Doryphore sans y parvenir. Rien que dans ce travail j'ai eu trop d'exemples de phénomènes fugaces et difficiles à saisir pour donner une valeur absolue à ces négations. Lorsque je dirai, par exemple, que, contrairement à POYARKOFF (1910), je ne trouve aucune karyocinèse dans les cellules malpighiennes, cela veut dire que, malgré les examens attentifs de coupes en séries faites à des stades très rapprochés, je n'ai rien vu qui puisse y faire penser, mais cela ne veut pas dire qu'un jour prochain un chercheur, moi-même peut-être, ne puisse observer une *crise mitotique* extrêmement rapide de ces organes.

Pour éviter cette cause d'erreur, j'ai multiplié les dissections et surtout les fixations, m'efforçant de couper les larves et les nymphes à des stades extrêmement rapprochés. Mais la pratique nous apprenant combien la rapidité d'évolution de larves nées de la même ponte et élevées dans des conditions identiques peut différer, nous sommes tenu, malgré tout, à la plus élémentaire prudence.

Pour alléger un texte déjà assez complexe, je me suis contenté de faire un résumé final rassemblant l'ensemble de mes recherches. M'inspirant de l'exemple classique de Ch. PÉREZ (1902, 1910, 1911) et de son élève POYARKOFF (*op. cit.*), j'ai cru devoir examiner séparément l'évolution de chacun des tissus ou organes.

Traitant tout d'abord de l'hypoderme, j'étudierai ensuite les organes qui en dérivent, puis ceux dont l'origine est mixte, pour terminer par les tissus mésodermiques, à l'exception des

éléments figurés du sang dont il est question dès le début en raison de leurs rapports avec les processus décrits dans tous les autres chapitres.

*
* *

Avant d'entrer dans les détails techniques, qu'il me soit permis d'adresser ici un souvenir ému à des Maîtres trop tôt disparus : M. le professeur HESSE qui, Maître de conférences à Rennes, me donna, voici vingt ans, le goût de la biologie avant d'aller occuper la chaire de Dijon ; M. le professeur BODIN qui, au laboratoire de Bactériologie et d'Anatomie pathologique de l'Ecole de Médecine de Rennes, dirigea mes premiers pas avec la passion et l'esprit scientifiques qui l'animaient ; M. le docteur ROUX, Directeur de l'Institut Pasteur, dont je conserve pieusement les annotations sur le manuscrit de ma thèse de médecine.

Je tiens également à remercier mes Maîtres de l'Institut Pasteur, MM. J. DUMAS et R. LEGROUX, auprès desquels j'ai appris les joies de la recherche, ainsi que M. le recteur ROUSSY, M. le professeur BRUMPT, etc..., qui voulurent bien m'accueillir un temps dans leurs laboratoires.

Entré dans la carrière médicale par une tradition plusieurs fois centenaire, c'est à leurs enseignements et à leurs exemples que je dois de m'être orienté vers la recherche biologique.

Mais je n'aurais pu le faire sans l'accueil, les conseils et l'appui constant de M. le professeur POISSON. Outre les directives qui m'étaient indispensables, j'ai retrouvé près de lui « l'ambiance scientifique » que je regrettais d'avoir abandonnée pour des raisons d'ordre familial et je lui en suis profondément reconnaissant. Au moment où s'achève ce travail, le souvenir de mon beau-père, M. le professeur G. MOREAU, Doyen de la Faculté des Sciences de Rennes de 1903 à 1935, est, plus que jamais, présent dans ma mémoire. Animé de l'esprit scientifique le plus pur, il me vit avec joie entreprendre cette thèse, exprimant le désir de voir son ami et condisciple de l'Ecole Normale Supérieure, M. le professeur CAULLERY, en présider la soutenance.

Je suis particulièrement reconnaissant à ce Maître vénéré d'avoir bien voulu répondre à ce désir en me faisant un honneur dont je sens tout le poids.

Guidé, dès mes premières recherches, par les importants travaux de M. le professeur Ch. PÉREZ et de son école, je ne sais comment exprimer à ce Maître éminent toute ma gratitude pour les conseils qu'il a bien voulu me prodiguer, tant au point de vue de la présentation de ce travail qu'en ce qui concerne les techniques à employer.

TECHNIQUES

Les transformations évolutives des organes et tissus des insectes débutent dans l'œuf et s'achèvent chez l'imago.

A part quelques rares exceptions, elles ne peuvent être étudiées que sur l'animal mort et, dès lors, l'absence de mouvement rend l'interprétation des dissections ou des coupes particulièrement délicate.

La diversité des descriptions dans la bibliographie, comme les énigmes posées par mes premières préparations, m'ont rapidement convaincu que, pour y voir clair, il était nécessaire, d'une part, d'examiner un grand nombre d'animaux pris à des stades rapprochés, particulièrement au cours de certaines phases critiques et, d'autre part, d'employer une technique permettant de différencier au maximum les divers tissus.

Élevages et récoltes.

Au début de mes recherches, il n'existait en Ile-et-Vilaine que quelques champs doryphorés, d'ailleurs vite traités, ce qui m'obligea à faire des élevages dans des bacs à demi remplis de terre.

Les seules difficultés résident alors dans le ravitaillement d'insectes particulièrement voraces et dans les ravages causés par une muscardine : *Beauveria doryphorae*, n. sp., que nous avons eu, en son temps, l'occasion de décrire (R. POISSON et R. PATAY, 1935).

Le degré de multiplication de la Chrysomèle dans notre région limita ensuite ma tâche à des élevages partiels à partir d'œufs ou d'insectes ramassés en abondance dans la nature, juste à temps pour pouvoir suivre l'évolution qui m'intéressait.

J'indiquerai, au chapitre de la morphologie externe, les caractères qui permettent de reconnaître, à première vue, l'âge approximatif d'une larve.

Manipulations et fixations.

Si la manipulation des larves et des imagos n'exige aucune précaution, il n'en n'est pas de même pour la nymphe.

Celle-ci, ayant perdu sa charpente chitineuse externe (cuticule) et interne (chitine trachéale), devient, en effet, si fragile qu'on peut se demander si l'aspect « en bouillie » décrit par certains auteurs n'est pas dû parfois à des manipulations trop rudes. Pour éviter les traumatismes, notamment ceux qu'occasionne forcément le déterrage, j'ai supprimé la terre des bacs. Les larves, après avoir parcouru le fond à la recherche d'un sol meuble, finissent toujours par se mettre sur le dos et subissent une mue nymphale normale comportant les mêmes délais que dans la nature. En outre, je prélève les nymphes en glissant sous elles une mince feuille de papier sur laquelle je les transporte dans de l'eau à 70°-75°.

Cette dernière pratique, conseillée par Ch. PÉREZ (1910), a le grand avantage de coaguler le sang et de fixer en place les éléments mobiles. Il semble, en outre, qu'elle ramollisse la chitine et facilite les coupes des larves.

Au cours de mes premiers essais il m'est apparu qu'une certaine autolyse pouvait se faire entre l'instant où l'insecte était tué et le moment où le fixateur employé atteignait les tissus centraux. Cette autolyse pouvant induire en erreur, j'ai pris, dans la suite, la précaution de faciliter la pénétration du fixateur en enlevant d'un coup de ciseaux un peu d'hypoderme sur l'un des côtés. Cette ouverture, ne lésant qu'une portion paire du Doryphore, ne présente aucun inconvénient grave, facilite la fixation et permet aux bulles d'air de s'échapper, s'il y a lieu.

J'ai utilisé comme fixateurs : le Duboscq-Brasil, le Bouin, ainsi que la formule suivante qui m'a donné de bons résultats :

Sublimé acétique (formule classique).....	85 cc.
Aldéhyde formique.....	15 cc.

Coloration.

Au début de ce chapitre j'ai énoncé les deux conditions que j'estime nécessaires pour étudier avec fruit les problèmes auxquels je me suis attaché : 1^o faire des coupes en série de nombreux insectes pris à des stades très rapprochés; 2^o avoir une coloration aussi différenciée que possible.

Pour obtenir ce double résultat, il me fallait une technique trichromique simple et rapide.

C'est dans ce but qu'après bien des essais j'ai adopté la méthode suivante, qui m'a permis de faire plus de 20.000 coupes à raison d'une cinquantaine à l'heure (nombre approximatif des coupes fournies en série par une grosse larve, une nymphe ou une imago).

Après déshydratation et inclusion selon les méthodes ordinaires, les coupes sont collées à l'eau légèrement gélatinée (un excès de gélatine prend le pinceau).

La lame portant les rubans de coupes est d'abord passée par le xylol, les alcools et l'eau. Selon le fixateur utilisé, elle est alors traitée par le carbonate de lithine ou le Lugol suivi d'hypo-sulfite de soude. Après lavage à l'eau, les coupes sont traitées successivement par l'hémalum de MASSON, le pinceau de xylidine à 1 %, l'acide phosphomolybdique à 1 % et le vert Lumière à 0,5 % dans l'alcool à 90°, un lavage à l'eau étant effectué entre chacun de ces bains. Leur durée dépend du colorant et de la nature des tissus, mais ne peut dépasser quelques minutes, exception faite pour l'hémalum, dont l'action peut être prolongée avec avantage. En sortant de la solution alcoolique de vert Lumière, on égoutte la lame et on la passe immédiatement dans les alcools, et le xylol. On monte au baume du Canada.

Cette méthode, qui se rapproche de celles de A. PRENANT (1902) et de A.-Ch. HOLLANDE (1920), nous donne les noyaux en violet-rouge, les cellules épithéliales, les muscles et certaines sécrétions en diverses teintes orangées, les tissus conjonctifs, membranes basales et d'autres sécrétions en vert.

Certains éléments prennent des teintes intermédiaires, d'autres, tels les leucocytes, prennent le vert ou le pinceau selon leur nature ou leur fonction.

Cette coloration n'est pas une technique de cytologie fine (chondriome, etc.), mais elle met en relief les sécrétions, les limites cellulaires, membranes basales, fuseaux achromatiques, fibrilles musculaires, etc., ce qui m'a rendu de grands services pour l'identification de certains tissus.

A côté de cette méthode j'ai également utilisé les techniques classiques : hémalun-éosine, hématoxyline ferrique, etc.

Mais quelle que soit la technique employée, elle ne peut traduire tous les aspects réels des divers tissus et je ne saurais assez dire combien l'examen à l'état frais de fragments d'organes ou de tissus, colorés vitalement ou non, m'a rendu de services. La dissection fine est également fort précieuse, particulièrement lorsqu'elle est faite dans de l'eau alcoolisée, après passage de l'insecte au bain-marie à 70°.

La présence d'alcool rend les tissus plus rigides, moins fragiles, et accentue les différences de teintes. C'est elle, notamment, qui m'a permis de préciser les rapports des *CORPORA CARDIACA* et des *CORPORA ALLATA* avec le système nerveux.

Outre ces techniques générales, il m'a été permis de mettre au point une technique simple permettant de suivre le réseau trachéen et trachéolaire jusque dans ses ultimes ramifications. Je la décrirai au chapitre concernant l'appareil respiratoire qu'elle concerne exclusivement.

CHAPITRE PREMIER

Evolution de la morphologie externe.

Entre la larve du Doryphore, décrite par J.-J. BOUNHIOL (1927), et l'imago étudiée successivement par T. SAY (1824), L. TOWER (1918) et J. BRUNETEAU (1927-1928), il y a, au premier abord, une différence considérable. Or, si nous examinons attentivement l'évolution de ce Coléoptère chrysomélide, nous sommes amené à reconnaître que, hormis la néoformation des ailes et élytres, les modifications morphologiques que subit l'insecte ne sont que la résultante de transformations relativement simples des parties existantes.

Lorsque la larve sort de l'œuf selon le processus décrit par J. BRUNETEAU (1924), elle présente l'aspect mélolonthoïde qu'elle conservera jusqu'à la mue nymphale. Seules, *les trois paires de RUPTOR OVI* siégeant sur les faces latérales des méso, métathorax et premier segment abdominal, *sont caractéristiques de la larve du premier âge, avec les taches noires qui en continuent la ligne ornementale sur les segments abdominaux suivants, huitième et neuvième exceptés* (fig. 1, *A : a, b*).

Cette ligne disparue à la première mue, les flancs de la larve ne s'ornent plus que des stigmates et d'une rangée de plaques noires. Le premier stigmate (fig. 1, *A* et *B : m*), dont l'embryologie nous montre la nature mésothoracique (W.-M. WHEELER, 1889), est situé très bas, à la limite entre ce segment et le prothorax. Le métathorax ne présente, lui, aucune trace externe de stigmate, ce qui a fait dire, à tort, à W.-M. WHEELER (*op. cit.*) qu'il avait disparu comme son homologue du prothorax, alors qu'il est seulement non fonctionnel chez la larve et recouvert par la cuticule (R. PATAY, 1939) (fig. 29).

Les huit premiers segments abdominaux, par contre, portent chacun une paire de stigmates latéraux, le neuvième, seul, en étant dépourvu.

Sous cette rangée de stigmates l'abdomen présente une ligne de taches noires qui se prolonge en avant par deux larges plaques à relief vaguement conique, siégeant respectivement sur les faces latérales du méso et du métathorax (fig. 1, B : c). Ces cônes sont de précieux repères du fait que c'est à leur niveau que se développeront les invaginations alaires, au cours du quatrième stade larvaire (R. POISSON et R. PATAY, 1938).

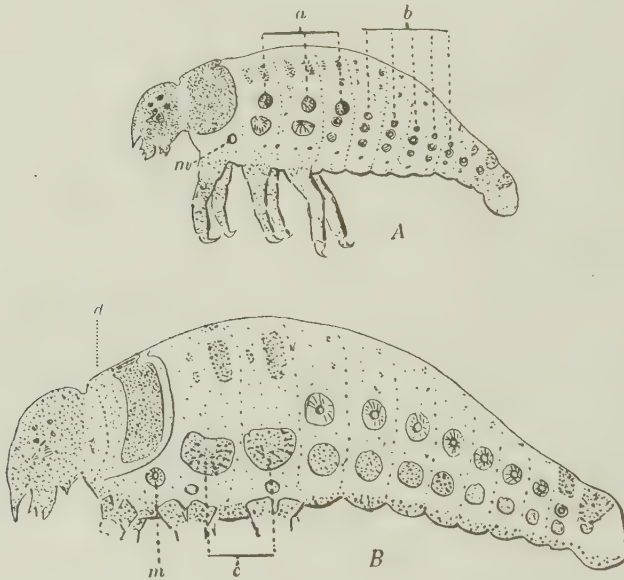


FIG. 1. — MORPHOLOGIE DE LA LARVE

A : Larve du 1^{er} âge : B : Larve du 3^e âge.

a : raptor ovi; b : taches leur faisant suite; c : cônes alaires.

m : stigmate mésothoracique.

La larve du deuxième âge est encore de très petite taille, n'a plus de RUPTOR OVI et pas encore le bourrelet jaune tergal et prothoracique qui caractérise la larve du troisième âge, bourrelet qui devient une large bande au quatrième âge (fig. 1, B : d).

Enfin la tête, entièrement chitinisée, reste de dimensions immuables d'une mue à l'autre, ce qui nous permet de reconnaître également les divers stades, comme l'a montré J.-J. BOUNHIOL (1938) chez *Bombyx mori* L.

Voici, aux divers stades, les dimensions moyennes de la tête de la larve de *Leptinotarsa decemlineata* Say :

Stade larvaire	Longueur mm.	Largeur mm.
1 ^{er}	0,55	0,70
2 ^e	0,95	1,05
3 ^e	1,55	1,60
4 ^e	2,20	2,30

Une larve qui va muer se reconnaît à la teinte terne que prend la cuticule en voie de décollement. Une larve qui vient de muer est orange et, lorsqu'elle a pris sa pigmentation, elle garde encore quelque temps un aspect luisant.

À la fin du quatrième âge la larve cesse de se nourrir, s'enfonce dans le sol et s'y façonne une logette. Elle s'incurve alors fortement sur sa face ventrale et repose sur le dos en attendant la mue nymphale qui fera apparaître à nos yeux une morphologie très modifiée (fig. 2).

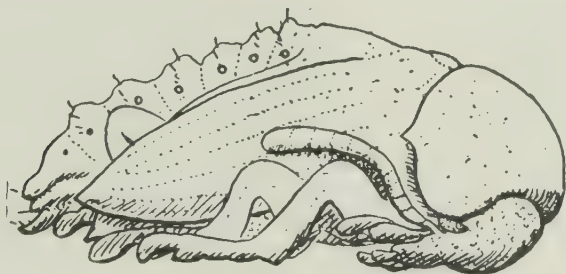


FIG. 2. — NYPHE DE 24 HEURES

Beaucoup d'auteurs ont exprimé le regret de n'avoir aucun moyen de reconnaître extérieurement le début des phénomènes pré-nymphaux et C. RENGEL (1897), par exemple, s'efforce d'établir une corrélation entre les durées respectives des divers stades de *Tenebrio molitor* L.

Or, j'ai pu observer sur *Leptinotarsa decemlineata* Say et vérifier sur *Tenebrio molitor* L. que, ailes mises à part, la nymphose commençait simultanément par une prolifération de la valvule œsophagienne et une rétraction de l'hypoderme des pattes à l'intérieur de leur cuticule (fig. 5, A : P).

Si le premier de ces phénomènes n'est pas visible extérieurement, il n'en est pas de même du second. En effet, dès que l'hypoderme tarsien commence à se décoller et se rétracter, les trachées pédieuses, généralement visibles par transparence, deviennent flexueuses sur toute leur longueur. Un peu plus tard la rétraction des pattes deviendra elle-même perceptible, la portion distale du membre, remplie de liquide exuvial, paraissant beaucoup plus transparente.



FIG. 3. — RÉTRACTION DES PATTES

A : Fort grossissement : Patte larvaire rétractée et flottant dans l'étui chitineux coxal. *c* : coxa ; *f* : fémur ; *ti* : tibia ; *c'* : chitine coxale décollée. B : Faible grossissement : Prénymphé. *ta* : tarse nymphal dans l'exuvie de la patte larvaire.

Cette rétraction des tissus de la patte larvaire en un *bourgeon imaginal* (fig. 3), qui ne tarde pas à se dévaginier en donnant

la patte nymphale, semble avoir à peu près passé inaperçue. Seul E. POYARKOFF (1910) a écrit que « les pattes larvaires se transforment tout d'abord en sortes de disques imaginaires » sans préciser davantage.

La mue nymphale met en évidence les transformations qui se sont réalisées sous la cuticule larvaire, les unes lentement (ailes), les autres rapidement (transformation des pattes larvaires en pattes nymphales, modification des segments thoraciques, etc.). Mais la nymphe n'est elle-même qu'une grossière ébauche de l'imago et, sous la cuticule aussitôt décollée, d'importantes modifications vont encore se produire. La tête, ayant rejeté ses courtes antennes de trois articles et ses ocelles avec l'exuvie, présente maintenant deux antennes de onze articles et deux yeux composés qui se sont développés sous la cuticule larvaire. Le prothorax, dont le sternum se réduit au minimum, voit son tergum s'étaler de façon à pouvoir abriter, en avant, la tête et, en arrière, une bonne partie du mésothorax. Ce dernier présente sur le bord postérieur du tergum une facette qui donnera le scutellum et, de part et d'autre, les élytres rabattus latéralement. Le premier stigmate (fig. 4 : *a*), toujours à la limite du pro et du mésothorax, est bientôt caché par le développement du premier. Le métathorax porte les ailes rabattues latéralement et, à la limite entre lui et le segment précédent, apparaît dès la mue nymphale le stigmate métathoracique qui était précédemment recouvert (fig. 4 : *b*).

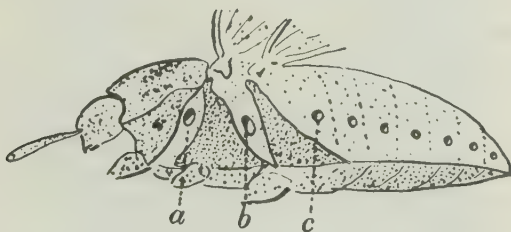


Fig. 4. — STIGMATES IMAGINAUX

a : stigmate mésothoracique; *b* : stigmate métathoracique; *c* : 1^{er} stigmate abdominal.

Les pattes nymphales, parfaitement transparentes, permettent de suivre la formation des imaginaires dont elles ne sont qu'un

moule grossier. Ces appendices, issus de la dévagination des « disques imaginaires » dont il a été question plus haut, sont fort différents des pattes larvaires. Le coxa, ovoïde et allongé transversalement, pivote d'avant en arrière dans une logette sternale. Son extrémité interne porte une « cavité cotyloïde » dans laquelle s'articule la tête du trochanter soudé au fémur. Celui-ci, allongé et aplati, présente à son extrémité distale une fente qui enserre la tête du tibia. Ce dernier comporte également une cavité recevant la tête du premier segment du tarse, les autres s'articulant de la même façon. Enfin la patte imaginaire se termine par une griffe double.

Tous les auteurs ayant étudié les Coléoptères ont noté que les imagos avaient moins de segments abdominaux que les larves; mais, seuls, FL.-V. MURRAY et O.-W. TIEGS (1935) en ont suivi l'évolution chez *Calandra oryzae* L. Plus nombreux, par contre, sont les anatomistes qui ont seulement cherché des analogies : H. STRAUSS-DURCKHEIM (1828) émet bien l'hypothèse que l'*arceau inférieur* manquant à la partie antérieure de l'abdomen est représenté par les pièces chitineuses qui surmontent l'articulation coxale métathoracique du Hanneton et que le deuxième sternite est constitué par le mince bourrelet antérieur de la face ventrale de l'abdomen, mais il ne tient pas compte de la disparition apparente des derniers segments. J.-A. PEYTOUREAU (1895), chez *Hydrophilus piceus* L. et *Melolontha vulgaris* F., au contraire, décrit l'invagination télescopique de ces derniers segments, mais néglige la disparition des premiers sternites. W. HARNISCH (1915) admet un décalage de deux segments entre tergites et sternites et pense retrouver ces derniers dans des pièces accessoires de l'appareil génital chez divers Chrysomélides. Enfin, N. PATERSON (1930), étudiant *Paraphaedon tumidulus* Germ. (Coléoptère chrysomélide), émet l'hypothèse d'une fusion des trois premiers sternites. Chez le Doryphore j'ai pu observer les phénomènes suivants : lorsque les pattes se rétractent chez la prénympe, le premier sternite abdominal (fig. 5, A et B : 1) est déjà enfoncé.

Bientôt le bord postérieur du métasternum s'incurve vers le centre du corps, entraînant peu à peu les deux premiers sternites ainsi que la partie antérieure du troisième (fig. 5, B : 3).



FIG. 5. — ÉVOLUTION DES PREMIERS STERNITES ABDOMINAUX

A : Larves rétractant ses pattes (microphoto).

B : Nympe de deux jours (microphoto).

C : Imago (microphoto).

m : métathorax; *a* : 1^{er} sternite abdominal; *b* : 2^e sternite; *c* : 3^e sternite;
p : patte en voie de rétraction.

Ce dernier prend un grand développement (fig. 5, *C* : 3) et constitue non seulement la surface ventrale du *premier sternite visible*, nettement plus grande que les suivantes, mais encore une partie de la face concave qui recouvre les articulations métathoraciques. La partie supérieure de cette concavité est formée par le deuxième sternite (fig. 5, *C*, 2) réduit peu à peu à une assez étroite bandelette. Quant au premier sternite abdominal (fig. 5, *C*, 1), sa partie postérieure n'est plus qu'une membrane articulaire souple permettant les mouvements de l'abdomen par rapport au thorax, tandis que sa partie antérieure, surplombant nettement le métasternum, se prolonge latéralement en deux apophyses (Furca, ou apophyses épisternales métathoraciques de STRAUSS-DURCKHEIM (*op. cit.*)). Malgré ces importantes modifications, il est facile de reconnaître ces segments chez l'imago grâce aux muscles longitudinaux sternaux et tergo-sternaux qui y conservent leurs insertions.

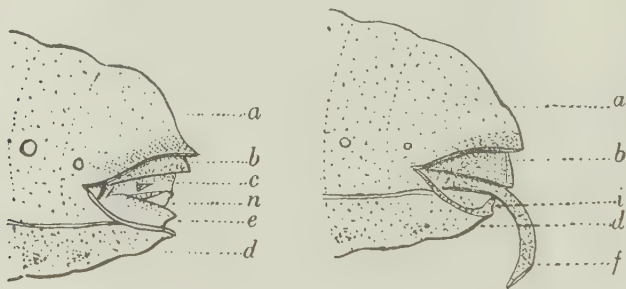


Fig 6

Fig 7

FIG. 6. — DERNIERS SEGMENTS ABDOMINAUX D'UNE IMAGO FEMELLE
a : 7^e tergite ; b : 8^e ; c : 9^e ; d : 7^e sternite ; e : 8^e ; n : 9^e.

FIG. 7. — DERNIERS SEGMENTS ABDOMINAUX D'UNE IMAGO MALE
a : 7^e tergite ; b : 8^e ; d : 7^e sternite ; f : aedeagus ; i : apophyse transverse.

Cette persistance des muscles, de leurs insertions et des segments correspondants, est contraire aux observations de MURRAY et TIEGS (*op. cit.*) qui, chez *Calandra oryzae* L., décrivent la fusion des premier et deuxième sternites abdominaux, ainsi que celle du troisième avec le quatrième, les muscles

larvaires dégénérent et leurs myoblastes se regroupant selon ces fusions.

Pendant que ce plissement s'opère à la partie antérieure du thorax, une rétraction se produit à l'extrémité postérieure; rétraction qui, amenant le neuvième segment (orifice anal) dans le huitième et ce huitième segment dans le septième, a pour résultat de les dissimuler aux regards. Chez la femelle (fig. 6 : *g* et *i*), le huitième segment est particulièrement bien conservé avec un tergite et un sternite légèrement chitineux reliés par de petits pleurons. Quant au neuvième segment, il ne présente plus, de part et d'autre de l'orifice anal, que deux petites pièces brunâtres, légèrement chitinisées, vestiges du neuvième tergite, et, en-dessous, deux pièces du même genre mais un peu plus grandes, les restes du sternite (fig. 6 : *h*).



FIG. 8. — IMAGO DE LEPTINOTARSA DECEMLINEATA (SAY)

Ces deux derniers segments, normalement cachés sous le septième, peuvent se dévagner et former oviscapte. Chez le mâle, le huitième tergite est bien visible dès qu'on soulève le septième (fig. 7 : *b*). Le huitième sternite, rétracté en dedans du septième, ne se voit bien qu'en coupe. Au-dessus de lui se trouve le neuvième segment orné seulement de quelques dessins chitineux.

La présence d'une sorte d'apophyse transverse (fig. 7 : *d*) sur le bord postérieur du septième sternite permet de distinguer rapidement les mâles (R. PATAY, 1937).

Toutes ces modifications de la morphologie sont terminées lorsque survient la mue imaginale.

Ayant sa forme définitive, l'imago n'a plus qu'à se chitiner et se pigmenter. Elytres à part, la pigmentation imaginale s'effectue au niveau des insertions musculaires, les rendant ainsi bien visibles, particulièrement sur le prothorax (fig. 8).

CHAPITRE II

Éléments figurés du sang.

Avant d'en entreprendre l'étude, je tiens à indiquer que je ne considère pas comme éléments figurés du sang :

1° Les œnocytes larvaires, toujours immobiles, et les œnocytes imaginaires qui apparaissent en certains points de l'hypoderme au cours de la nymphose et vont, librement, trouver leurs emplacements définitifs;

2° Les myoblastes qui, chez le Doryphore, apparaissent sur place et ne circulent pas;

3° Certains éléments d'existence problématique, comme les splanchnocytes de BERLESE.

Ceci dit, examinons l'évolution des cellules sanguines proprement dites :

De tous les auteurs ayant étudié l'embryologie des Coléoptères, O. W. TIEGS et FL. V. MURRAY (1938), sont les seuls à faire mention des éléments figurés du sang.

D'après eux les cellules sanguines de *Calandra oryzae* L. dérivent de la « blood cell lamella », crête mésodermique surmontant la chaîne nerveuse, du stomodæum aux premiers segments abdominaux. Les cellules, d'abord fusiformes et longitudinales, deviennent arrondies et vacuolaires au moment où l'embryon commence à se raccourcir.

Chez l'embryon de *Leptinotarsa decemlineata* Say je n'ai pu découvrir une origine localisée des éléments circulants mais, dès le troisième jour après la ponte, il est possible de distinguer des éléments mésodermiques libres, ovoïdes, qui phagocytent les « boules autotomiques » rejetées par les cellules hypodermiques (fig. 9 A : i). Il n'est pas rare d'en observer qui contiennent deux ou trois de ces boules, ce qui ne se voit jamais dans les cellules qui les élaborent. Deux jours plus tard on remarque

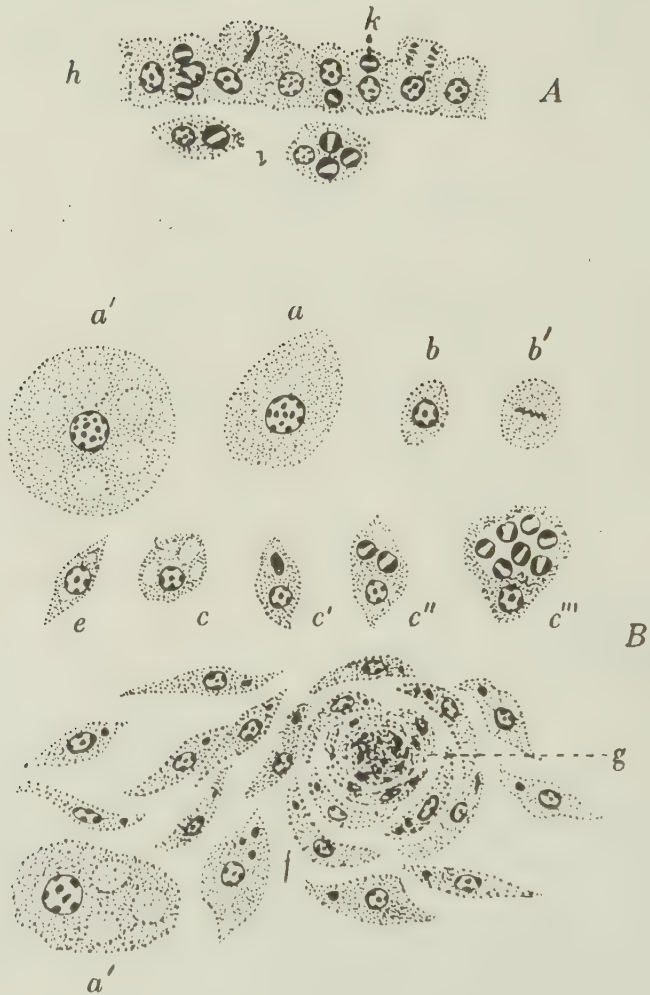


FIG. 9. — LEUCOCYTES

A : Hypoderme embryonnaire.

h : hypoderme rejetant des boules autotomiques (*k*) ; boules phagocytées par des leucocytes embryonnaires (*i*) ;

B : Éléments figurés du sang.

a' : œnocytoïdes avec sphérules (vacuoles) ; *a* : œnocytoïdes sans sphérules ; *b* : proleucocytes ; *b'* : proleucocytes en voie de division ; *c* : phagocyte vacuolaire ; *c'*, *c''* : phagocytes ayant englobé des déchets ; *c'''* : phagocyte bourré de boules autotomiques ou sphère de granule (Kornchen-kugeln) ; *e* : cellule séléniforme ; *f* : cellules plates ayant phagocyté de l'encre de Chine et constituant un nodule (*g*).

en outre quelques éléments plus volumineux, sphériques et « ponceauphiles » qui ne phagocytent pas.

TIEGS et MURRAY (*op. cit.*), quoiqu'observant les « formations paracytoïdes » n'ont pas vu leur phagocytose puisqu'ils parlent d'un rejet dans le vitellus et d'une agglutination. De même, ils ne décrivent chez l'embryon qu'un type de cellules mobiles bien qu'ils aient précédemment (MURRAY et TIEGS, 1934) observé deux types de leucocytes chez la larve : les phagocytes petits, nombreux et polymorphes, et de grosses cellules éosinophiles, peu nombreuses et ne phagocytant pas.

Chez le Doryphore on trouve à l'éclosion :

1° Un certain nombre de cellules ovoïdes d'environ $8\ \mu$ de long sur 6 de large, ayant un noyau ovoïde de 4 à $5\ \mu$ et un cytoplasme légèrement vacuolaire;

2° Quelques cellules sphériques de 10 à $15\ \mu$ de diamètre, avec un noyau de $5\ \mu$ n'ayant qu'une mince couronne de grains de chromatine contre la membrane nucléaire.

Si on colore par la méthode à l'hémalun-ponceau de xyldine vert Lumière, ces deux sortes de cellules se distinguent franchement, le cytoplasme des premières prenant une teinte plus ou moins verdâtre alors que celui des secondes est toujours coloré en orange par le ponceau.

Mais bientôt, à côté des « proleucocytes » de A. Ch. HOLLANDE (1911) qui se divisent activement par karyocinèse, (fig. 9, B : b, b') on rencontre un nombre de plus en plus grand d'éléments s'en différenciant légèrement :

a) des leucocytes fusiformes (fig. 9, B : e) : les cellules sélé-niformes de E. POYARKOFF (1910);

b) des formes amiboïdes, souvent vacuolaires : les phagocytes de A. Ch. HOLLANDE (fig. 9, B : c, c', c'', c''');

c) des éléments d'aspect foliacé, aplatis et ovalaires (fig. 9, B : f), contenant souvent des granulations et que, pour cette raison j'assimilerai aux leucocytes granuleux de A. Ch. HOLLANDE, quoique cet auteur n'ait pas signalé leur aplatissement si caractéristique.

Toutes ces formes se montrent aptes à phagocyter. Par contre, les grosses cellules ponceauphiles (fig. 9, B : a), qui sont, sans conteste, les *œnocytoïdes* de POYARKOFF ne phagocytent jamais. Cette différence de comportement en présence d'éléments étrangers introduits dans l'organisme m'incite donc à distinguer d'une part la « série lymphoïde » représentée par les œnocytoïdes, et, d'autre part, la « série phagocytaire » dont la forme initiale et proliférante serait le proleucocyte, apte à prendre tel ou tel aspect, selon les besoins : cellules séléniformes circulant ou affluant au début d'un apport étranger, phagocytes polymorphes contenant des inclusions ou présentant des vacuoles au cours de l'« infection », cellules plates enfin lorsqu'il y a constitution de nodules autour d'un corps étranger.

Ayant retrouvé chez le Doryphore les divers éléments décrits par A. Ch. HOLLANDE (1909-1911) il me paraît d'autant plus étonnant d'aboutir à des conclusions toutes différentes, quant à l'interprétation des *cellules à sphérules*.

Chez le Doryphore, en effet, je trouve d'assez nombreux œnocytoïdes présentant, régulièrement disposées autour du noyau, de larges vacuoles sphériques (fig. 9, B : a'). Assez différents des petites cellules à sphérules de POYARKOFF, ou des éléments beaucoup plus chargés trouvés par P. GRASSÉ et L. LESPÉRON (1938), chez *Troctontus silvestrii* GRASSÉ et LESPÉRON, ils correspondent trop exactement aux descriptions et aux figures de A. Ch. HOLLANDE (*op. cit.*) pour qu'on puisse hésiter à faire le rapprochement. Mais cet auteur les fait dériver des phagocytes alors que, chez le Doryphore, leur parenté étroite avec les œnocytoïdes me paraît hors de doute.

Mes observations divergent encore quant au nombre de ces éléments. Chez le Doryphore, en effet, les numérations des cellules sanguines ne m'ont jamais permis de trouver plus de 4 à 14 % de ponceauphiles alors que, MURRAY et TIEGS mis à part, les travaux antérieurs sur le sang des Coléoptères font état d'un grand nombre de ces cellules. Je pense, en outre, que la teinte orange du sang de *Leptinotarsa* n'est pas due à la présence d'éléments figurés, quels qu'ils soient, puisqu'elle est aussi intense quand il y a 5.000 éléments que quand il y en a 70.000. Peut-être le plasma tire-t-il sa coloration d'une

sécrétion des *Corpora cardiaca* dont j'ai pu, à maintes reprises, observer des dépôts assez importants?

Le sang du Doryphore ne peut se classer ni dans les sangs transparents, ni dans les sangs opaques, étant l'un ou l'autre suivant le moment, comme le montre la courbe fig. 10, *E*.

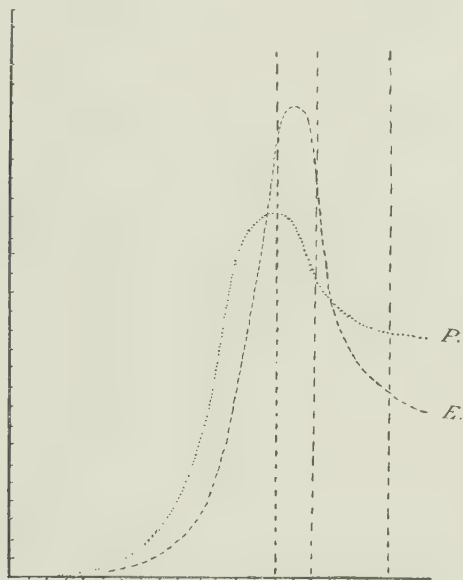


FIG. 10. — COURBES DU POIDS ET DES ÉLÉMENTS FIGURÉS

P : poids; E : Éléments figurés.

en abscisse : les jours; en ordonnée : 1° Le poids, chaque division correspondant à 10 mc.; 2° Le nombre des éléments figurés, chaque division correspondant à 3.000 cellules.

En effet, le nombre des cellules libres augmente d'abord lentement puis de plus en plus vite pour atteindre le chiffre de 70.000 par millimètre cube au moment où la larve âgée, cessant de manger, cherche à s'enfoncer dans le sol. Il retombe d'ailleurs rapidement pour n'être plus que de 25.000 au moment de la mue nymphale.

Contrairement à l'hypothèse que j'avais tout d'abord émise (R. PATAY, 1937), les myoblastes, naissant et s'organisant sur place, ne peuvent être pour quelque chose dans ce « clocher ».

De même, cette multiplication ne semble pas pouvoir être rapportée à une infection ou un parasitisme, comme la leucémie parasitaire signalée chez les Éphémères par R. CODREANU (1939) car je n'ai relevé aucune lésion chez les larves examinées.

La destruction des tissus larvaires, peu marquée et beaucoup plus tardive, ne justifie pas non plus cette brusque et fugace augmentation du nombre des leucocytes. Par contre, la présence chez la plupart des larves âgées et des nymphes de nodules leucocytaires semblables à ceux qui ont été décrits par S. MÉTALNIKOFF (1927) A. PAILLOT (1920) et A. Ch. HOLLANDE (1920-1930) ainsi que la multiplication rapide des cellules libres lors de l'introduction dans le coelome de corps étrangers macro et microscopiques font penser que cette leucocytose ante-nymphale doit être en rapport avec la nécessité d'un *nettoyage* avant la période de fragilité que doit être la nymphose.

Mais il est des cas où la phagocytose est en défaut, comme l'ont montré A. PAILLOT (*op. cit.*) et S. MÉTALNIKOFF (*op. cit.*). C'est ainsi que l'infection du Doryphore par *Beauveria doryphorae* (R. POISSON et R. PATAY, 1935) ne provoque aucune action phagocytaire, mais, au contraire, une grande vacuolisation des leucocytes.

Les cellules libres du Doryphore jouent également un rôle dans la cicatrisation : C'est ainsi que, suivant histologiquement la régénération des pattes larvaires amputées (R. PATAY, 1937), j'ai pu voir que, derrière le coagulum très rapidement formé au niveau de la section, se produisait un afflux de phagocytes et d'œnocytoïdes rapidement enrobés dans un réticulum fibrineux (type 3 de YEAGER et KNIGHT, 1933).

Peu après, c'est un véritable feutrage leucocytaire qui double en dedans le coagulum primitif, feutrage qui ne se soulèvera que devant la prolifération des cellules hypodermiques reconstituant le bout du moignon.

Enfin les leucocytes continuent de jouer, au cours de la nymphose, leur rôle défensif et d'épuration : Dès la rétraction des pattes larvaires, on peut en voir phagocyter les boules autotomiques ou des débris de sarcoplasme. Il en est de même dans la région des muscles masticateurs, puis des muscles thoraciques où certains phagocytes, bourrés de boules autoto-

miques ou de noyaux larvaires, prennent l'aspect classique de « Kornchenkugeln » de WEISSMAN (1864) ou « sphères de granules » de Ch. PÉREZ (1902). Cette phagocytose s'exerce également autour de certains muscles abdominaux condamnés à disparaître, comme autour de certains tendons conjonctifs devenus sans emploi, ainsi que sur les glandes salivaires larvaires. Mais il est à noter que, chez le Doryphore, la dégénérescence paraît toujours précéder la phagocytose.

Injectant des fragments de muscles imaginaires dans des larves âgées, je n'ai pu constater aucune dislocation et pour ainsi dire pas d'infiltration des leucocytes, ceux-ci *enrobant* le muscle injecté comme tout autre corps étranger introduit dans l'organisme. Ce fait tendrait à prouver que, chez le Doryphore, les leucocytes sont inaptes à effectuer la dislocation des muscles larvaires, contrairement à ce qui a été observé sur d'autres insectes holométaboles et conformément à ce que nous verrons par la suite.

CHAPITRE III

Hypoderme.

Issu, dès le deuxième jour, des lames latérales de la plaque germinative (W. M. WHEELER, 1889; A. LECAILLON, 1898; O. W. TIEGS et Fl. V. MURRAY, 1938), l'hypoderme est alors constitué par des cellules cylindriques à cytoplasme basophile. Les mitoses y sont fréquentes. Bientôt s'ébauchent segments et appendices tandis que les cellules en voie de différenciation émettent des *boules autotomiques* semblables à celles qu'ont décrites E. POYARKOFF (1910) dans la nymphose de la Galéruque ainsi que O. W. TIEGS et Fl. V. MURRAY (1938, 1934) dans l'embryogénèse et la nymphose de *Calandra oryzae* L. Au troisième jour on commence à distinguer les diverses spécialisations hypodermiques : *invaginations trachéennes*, *insertions musculaires*, *cellules glandulaires*, etc...

Nous étudierons les premières dans un chapitre spécial.

Les secondes s'établissent selon trois types différents :

a) *Insertion directe sur la face interne de l'hypoderme* dont les

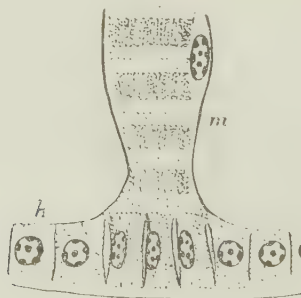


FIG. 11. — INSERTION MUSCULAIRE DIRECTE
(cellules hypodermiques larvaires à tonofibrilles).

cellules prendront d'abord un aspect plus dense pour développer, après l'éclosion, les tonofibrilles dont POYARKOFF a montré l'évolution ultérieure (fig. 11).

b) *Insertion directe sur des portions d'hypoderme invaginées* en « tendon » ou en « apophyse ». Bien connu au niveau des mandibules, ce type est particulièrement développé dans les pattes (fig. 12).

L'ébauche du tarse est à peine reconnaissable que déjà le repli articulaire postéro-interne s'invagine en doigt de gant à l'intérieur du membre. S'allongeant rapidement en tube creux, son sommet en cul-de-sac vient flotter librement à l'intérieur du fémur alors que les insertions musculaires sous-jacentes commencent seulement à s'établir en divers points de sa surface.

Ce tendon est donc le résultat d'une invagination antérieure à toute traction musculaire.

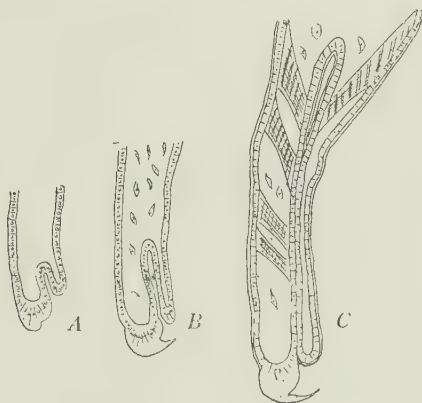


FIG. 12. — FORMATION DU TENDON TARSIEŒ LARVAIRE
(ectodermique)

A : embryon de trois jours; B : embryon de cinq jours; C : embryon de cinq jours.

Cette formation, qui doit être rapprochée de l'invagination analogue observée par Ch. PÉREZ (1910), au cours de la nymphose de *Calliphora erythrocephala* Mg, joue un rôle important dans la régénération des *pattes larvaires* (R. POISSON et R. PATAY 1938). Régressant au moment où la patte larvaire se rétracte, elle reparait, plus grêle et plus longue, dans la patte imaginale.

c) *Insertion indirecte par tendon conjonctif interposé.* — Chez l'embryon du Doryphore, on peut, dès qu'apparaissent les

muscles longitudinaux, se rendre compte que ceux-ci viennent s'insérer, non sur l'hypoderme des replis intersegmentaires, mais sur des cellules mésodermiques nucléées qui s'appliquent sur ce dernier (fig. 13). S'étirant à l'intérieur du corps en une lame donnant insertion aux muscles longitudinaux et transversaux, ce tendon conjonctif coiffe les cellules épithéliales qui s'allongent et développent des tonofibrilles (fig. 58). Noyaux en sus, il ressemble exactement à la formation décrite par Ch. PÉREZ chez *Calliphora* (fig. CXLII, p. 201, 1910). A la nymphose, certains de ces tendons persistent, d'autres régressent et quelques-uns sont la proie des phagocytes.

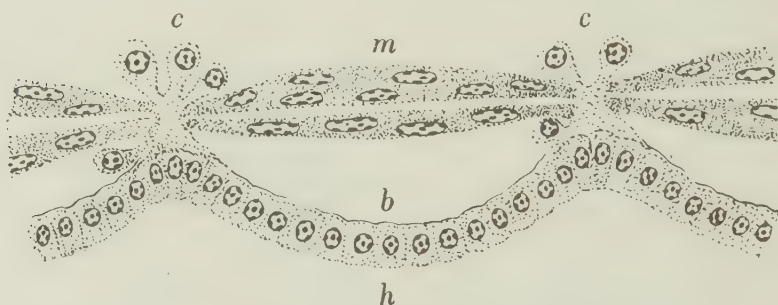


FIG. 13. — FORMATION EMBRYONNAIRE DES TENDONS CONJONCTIFS
h : hypoderme; b : basale; c : cellules mésodermiques; m : muscles.

Les cellules glandulaires, très tôt différenciées, deviennent volumineuses et vacuolaires à l'approche de l'éclosion. Bien décrites par E. POYARKOFF sur la Galéruque et, tout récemment, par P. GRASSÉ et L. LESPÉRON (1938) chez *Troctantus silvestrii*, ces glandes semblent jouer un rôle important dans la mue, éclosion et nymphose comprises. Entourées de la basale hypodermique et appendues par leurs cols s'insinuant entre deux cellules compagnes, elles vont s'ouvrir à l'extérieur par un mince canalicule bien visible dans la chitine cuticulaire.

Sans doute pourrait-on dire, comme W. von BUDDENBROCK (1930) et M. HOOP (1933) l'ont fait à propos des glandes de VERNON des Lépidoptères, que des glandes qui s'ouvrent à l'extérieur ne peuvent apporter sous la cuticule un liquide exuvial?

Mais on oublie que les cellules hypodermiques, en se multipliant, doivent, à un moment donné, provoquer un clivage de la couche sus-jacente qui entraîne la rupture des canalicules des glandes hypodermiques. Celles-ci déversent alors sous la cuticule leur produit incolore et visqueux. Présentant alternativement un cytoplasme dense ou vacuolaire, les cellules glandulaires

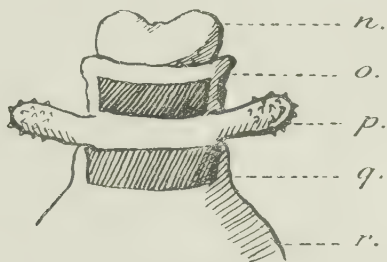


FIG. 14. — GLANDES ÉVERSIBLES DE LA LARVE

n : parapodes anaux; *o* : 9^e segment abdominal; *p* : glandes éversibles éversées; *q* : 8^e segment; *r* : 7^e segment.

persistent jusqu'après la mue nymphale, décollant encore la cuticule de la nymphe. A ce moment la plupart diminuent de taille et rentrent dans l'alignement des cellules voisines qui deviennent hautes et étroites. Certaines, cependant, deviennent la proie des

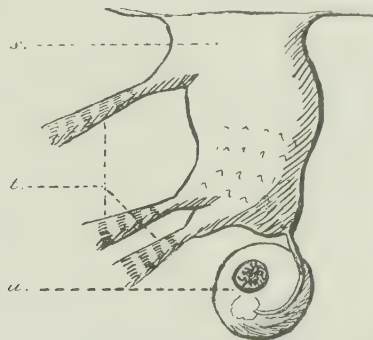


FIG. 15. — GLANDE ÉVERSIBLE INVAGINÉE

s : manchon retourné; *t* : muscles rétracteurs; *u* : glande et son canal.

phagocytes qui s'y introduisent. C'est le cas, particulièrement, des glandes répugnatoires du huitième segment abdominal (R. PATAY, 1937) (fig. 14 et 15), dont le diverticule hypodermique s'efface au moment de la mue nymphale.

Mais si certaines cellules glandulaires disparaissent, d'autres cellules hypodermiques prennent le type des « glandes nymphales » de POYARKOFF.

C'est également durant la nymphose qu'apparaissent certaines glandes spéciales à l'imago, telles les glandes du prothorax et des élytres (fig. 16), les glandes annexes de l'appareil génital, les glandes de la cavité buccale, etc... Sur une nymphe de 48 heures on remarque au bord antérieur du prothorax, ainsi que dans l'hypoderme supérieur des élytres, de nombreuses karyocinèses étroitement localisées. Bientôt ce groupe de cellules est rejeté en arrière,

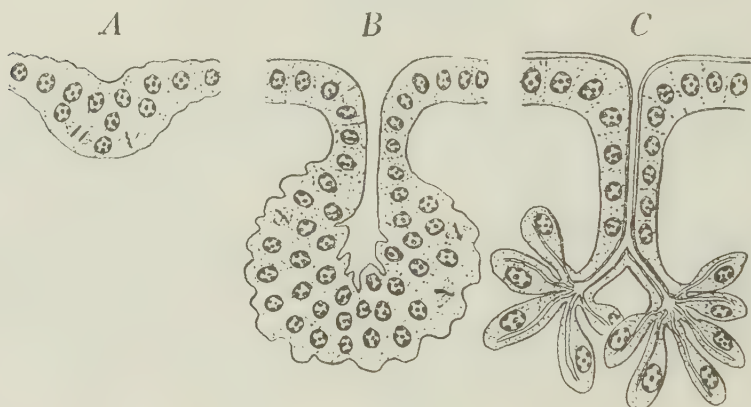


FIG. 16. — FORMATION D'UNE GLANDE PROTHORACIQUE

A : début de la prolifération de l'hypoderme; B : formation des lobes; C : glande multicellulaire imaginale.

soulevant la basale et invaginant le bord externe. Des cellules de cette invagination constituent le canal terminal de la glande, tandis que la masse cellulaire se divise en plusieurs grappes, de plus en plus individualisées.

Ces glandes multi-cellulaires ont déjà été décrites dans les élytres par W. L. TOWER (1903) et L. CUÉNOT (1896), mais je crois avoir été le premier à signaler leur présence dans le prothorax (R. PATAY, 1937).

Des glandes cirières en rapport avec les organes génitaux se développent dès le deuxième jour de la vie nymphale sur les faces internes des huitième et neuvième sternites abdominaux.

Elles se forment aux dépens de l'hypoderme local mais émigrent rapidement en dedans et en avant, restant en rapport avec l'extérieur grâce à une *cellule du col* très allongée dont le cytoplasme contient le long canalicule de la glande (parfois plusieurs canalicules). Chaque glande a trois noyaux et contient de nombreux cristaux de cire. Elles correspondent à ce que A. LECAILLON (1898) a désigné sous le nom de glandes anales chez *Clytra laeviuscula* L.; mais tandis que cet auteur figure ces glandes en nappes autour d'un rectum garni de dents chitineuses, je les trouve autour d'un vagin garni de dents semblables, au-dessous d'un rectum lisse. Les pièces buccales (labre particulièrement) et le pharynx donnent également, durant la nymphose, des glandes simples qui ont été décrites par S. SIRODOT (1859).

L'évolution des cellules hypodermiques ordinaires est simple : D'abord cylindriques, elles deviennent cubiques et, à la fin de la vie embryonnaire, commencent à sécréter une cuticule. Au cours du premier âge les karyocinèses y sont fréquentes. A partir du deuxième stade on constate surtout une tendance à l'étalement sur la face ventrale alors que les cellules de l'hypoderme dorsal, plus hautes, ne gardent le contact qu'à leurs extrémités. Les karyocinèses sont isolées.

Lorsque la larve, ayant cessé de s'alimenter, s'enfonce dans le sol, les cellules hypodermiques deviennent vacuolaires puis se condensent en rejetant des boules autotomiques. Elles commencent alors, sous la cuticule larvaire décollée, à modifier la morphologie de l'insecte en prenant les formes les plus diverses.

Formeront-elles un tissu souple, comme les tergites abdominaux ? Elles restent cylindriques.

Doivent-elles constituer un bourrelet ou un apodème ? Elles s'allongent, se pressent les unes contre les autres et font converger leur extrémités internes amincies vers un seul point, au niveau duquel s'est condensée la basale commune.

Enfin donneront-elles un revêtement chitineux rigide, tel que le tergite prothoracique ou les sternites abdominaux ? Elles s'allongent suivant leur grand axe et s'amincissent au point

que noyaux et boules autotomiques y dessinent autant de renflements.

C'est alors que se produit la quatrième mue qui laisse apparaître la nymphe. Celle-ci sort de l'exuvie larvaire avec une mince couche de chitine qui se décolle immédiatement. C'est à l'abri de cette enveloppe que la cuticule imaginale prend sa forme définitive, comme cela se voit très bien par transparence au niveau des pattes. Durant la vie nymphale l'hypoderme ne subit, en général, que des changements minimes. Le rejet des boules autotomiques d'abord intense, se fait plus rare, puis cesse peu à peu.

Contrairement à POYARKOFF je n'ai pas observé deux périodes de rejet de boules autotomiques, l'une pré-nymphale, l'autre nymphale. Chez le Doryphore ce processus apparaît aussitôt après la troisième mue au niveau de l'aile, puis dans les pattes au début de leur rétraction. Il se continue, enfin, dans tout l'hypoderme, activement d'abord, jusqu'à la mue nymphale, puis de plus en plus lentement, pour cesser vers le cinquième jour.

Mes recherches, reprises sur *Tenebrio molitor* L., infirment les observations de C. DE BRUYNE (1898). Cet auteur a, en effet, décrit chez ce dernier insecte une phagocytose des cellules hypodermiques larvaires dont je n'ai trouvé nulle trace. Elles confirment par contre celles de J. G. NEEDHAM (1900) sur le Charançon de l'*Iris* et celles de POYARKOFF sur la Galéruque de l'Orme.

Disques imaginiaux.

Depuis les recherches de WEISMANN (1864), de GANIN (1876) et de KOWALEWSKI (1885) sur la métamorphose des Diptères, la question des disques imaginiaux occupe une large place dans les travaux sur les métamorphoses. Pour ces auteurs le *disque imaginal* est un îlot de cellules hypodermiques restant au stade embryonnaire jusqu'à la nymphose où elles se multiplient activement pour former des parties nouvelles ou remplacer des tissus détruits.

Il existe, en effet, d'importantes formations embryonnaires incluses dans des cavités péripodales, chez les Diptères (Ch. PÉREZ, 1910) ainsi que des épaissements de l'hypoderme chez les Hyménoptères (Ch. PÉREZ, 1902). Par contre, les véritables *disques imaginaires* paraissent beaucoup plus rares chez les Coléoptères.

Trois auteurs seulement en font état :

DE BRUYNE (*op. cit.*) qui chez *Tenebrio molitor* L. décrit une destruction de l'hypoderme larvaire et son remplacement par des cellules issues de *disques imaginaires* dont certains formeraient en outre les ailes.

MURRAY et TIEGS qui trouvent dans l'hypoderme de *Calandra oryzae* L. de nombreux îlots de cellules basophiles ne semblant



FIG. 17. — RÉGÉNÉRATION SOUS-CUTICULAIRE D'UNE PATTE LARVAIRE AMPUTÉE

a : moignon fémoral; *b* : régénérat présentant la segmentation classique du membre; *c* : trachée; *d* : corps adipeux; *e* : leucocytes.

d'ailleurs jouer un rôle important que dans la formation des appendices.

Or je n'ai pu observer la destruction de l'hypoderme larvaire du *Tenebrio*, et, à « fortiori » son remplacement, les ailes de cet insecte se développant, d'autre part, de la même façon que celles du *Doryphore*.

De même Ch. PÉREZ (1911) n'a pu relever la présence de cellules embryonnaires aux points où les pattes de *Phytonomus adspersus* Fabr. se développent ultérieurement selon un processus très semblable à ce que je vais maintenant décrire à propos des ailes du Doryphore. Notons en passant combien la figure 4, page 500, du mémoire de Ch. PÉREZ correspond à ce que j'observe (fig. 17) chaque fois que l'amputation d'une patte est pratiquée assez tôt pour permettre aux cellules de remplacement de reconstituer, sous le moignon chitineux, si court soit-il, un hypoderme dessinant les divers segments de la patte.

Au niveau des cônes noirs méso et métathoraciques décrits au chapitre de la morphologie on ne trouve, jusqu'à la fin du troisième âge, qu'un hypoderme normal avec glandes et poils (fig. 18, A).

Mais vers la fin du 3^e stade les cellules hypodermiques qui se trouvent à la partie inférieure de ces cônes deviennent plus hautes et leur cytoplasme devient plus dense. Comme dans toutes les parties où la chitine externe est rigide, l'hypoderme sous-jacent à ce cône se plisse et un repli se forme à la base inférieure (fig. 18, B.).

Ce repli, se dirigeant en dedans et en haut, dessine la première ébauche de l'aile ou de l'élytre. C'est à ce moment que survient la 3^e mue. Dès lors la formation de l'aile deviendra très rapide. Le cytoplasme des cellules sous-jacentes au cône noir devient basophile. Ces cellules élaborent et rejettent des boules autotomiques, puis présentent des figures de mitose. Le bourrelet formé par le repli décrit ci-dessus grossit en prenant un aspect stratifié et s'allonge vers le bas en même temps que le cul-de-sac interne se prolonge légèrement vers le haut. L'extrémité distale de celle-ci vient buter contre l'hypoderme du feuillet inférieur du repli et le refoule en aplatissant ses cellules formant ainsi le mince sac péripodal qui l'abrite. Le développement de l'aile du Doryphore est donc du type 3 « enclosed » de W. L. TOWER (1903) et de P. A. POWEL (1904-05). Ce sac péripodal ne participe pas à la constitution de l'aile et durant la vie active de la larve du 4^e âge, on ne trouve de boules autotomiques que dans l'hypoderme formant l'aile proprement dite, de la partie

supérieure du cône noir au repli interne (à l'aisselle de l'aile pourrait-on dire). Dans l'ébauche de l'aile les mitoses sont nombreuses mais toujours en surface, nettement au-dessus de la couche des noyaux plus ou moins stratifiés (Ch. PÉREZ, POYAR-KOFF) (fig. 18, C).

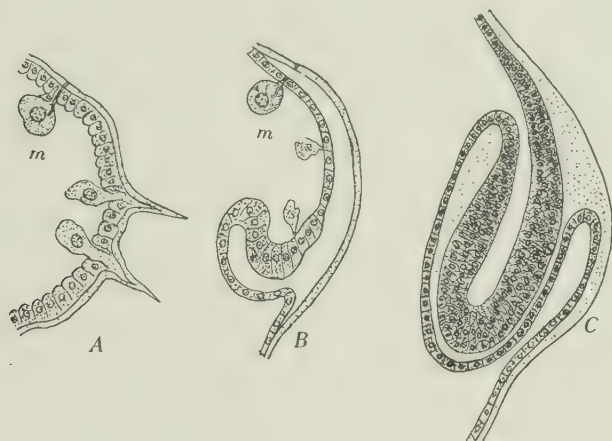


FIG. 18. — FORMATION DE L'AILE

A : hypoderme chez la larve du 1^{er} âge; B : ébauche alaire à la 3^e mue; C : repli alaire à la fin du 4^e âge (larve active); m : glande hypodermique.

Un peu avant la mue nymphale les cellules de la paroi externe de la poche péripodale diminuent considérablement de surface et rentrent dans le pleuron méso ou métathoracique.

Les ailes et les élytres se trouvent donc libres sans avoir eu de dévagination à opérer lorsque survient la mue nymphale. Au cours des derniers jours les évaginations alaires subissent d'importantes modifications : les deux épithéliums se soudent, de distance en distance dans les élytres, sur toute la largeur, sauf quelques « nervures », dans les ailes, les cellules de la face inférieure faisant la plus grande partie du chemin. Dans les espaces libres s'insinuent trachées, nerfs et leucocytes. Cette évolution continue au cours de la nymphose. Les glandes pluricellulaires élytrales (voir plus haut) apparaissent dans les espaces libres. Les ailes, ne pouvant s'étaler dans l'enveloppe nymphale, se plissent en accordéon. Enfin les cellules de la face

inférieure donnent chacune une petite pointe chitineuse. Ces faits vont à l'encontre des observations de POYARKOFF. Ayant dû passer à côté du stade d'autotomie cellulaire que nous venons de voir *très précoce*, cet auteur conclut, en effet, que les cellules donnant l'invagination alaire restent « dans un état en quelque sorte embryonnaire », d'où « l'inutilité d'une différenciation » qui lui a certainement échappée. De même, POYARKOFF a noté qu'au niveau des pattes larvaires « l'hypoderme prend un aspect sérié » et que « les karyocinèses y sont nombreuses ». Il en conclut que « les courtes pattes larvaires se transforment ainsi en sorte de disques imaginaires ». Mais, quoiqu'observant que « l'hypoderme commence à se modifier à l'extrémité des pattes » il semble n'avoir pas « réalisé » le raccourcissement dont j'ai déjà parlé au chapitre de la morphologie. La larve âgée étant immobile dans sa logette souterraine, le cytoplasme des cellules du tarse devient dense et basophile. Une vacuole apparaît en arrière du noyau, dans laquelle se forme une boule autotomique. Le processus gagne de proche en proche en remontant vers la racine du membre.

Dans le même sens, mais avec un léger décalage, l'hypoderme se détache totalement de sa chitine et, tiré en arrière par les muscles qui s'y insèrent, se plisse et se condense au point de paraître stratifié. Les boules autotomiques, particulièrement nombreuses, sont expulsées des cellules et tombent dans la cavité générale ou dans les espaces intercellulaires. Dans l'un ou l'autre cas elles subissent une active phagocytose.

Par plissement et entassement de leur hypoderme, ainsi que par rétraction des muscles et trachées qu'elles contiennent, les pattes se retirent presque totalement hors de leurs fourreaux chitineux (fig. 3). Ce stade est d'ailleurs très bref et la patte imaginaire se dévagine presque aussitôt.

L'hypoderme, débarrassé de ses boules, est formé de cellules rajeunies, plus hautes que larges.

Chez le Doryphore la seule formation strictement imaginaire qui soit décelable dès la vie embryonnaire est l'ampoule génitale (fig. 40). Encore est-il que, si son développement reste stationnaire jusqu'à la nymphose, elle n'offre cependant ni la forme ni les affinités tinctoriales du disque imaginal classique.

Un fait expérimental, seul, semble montrer que cette ébauche de l'organe génital externe est restée à l'état embryonnaire : Détruite au cours de la vie larvaire elle ne régénère pas alors que les pattes ou les ébauches alaires, amputées au même stade, le font toujours. Or on sait, depuis les travaux de R. W. HEGNER (1911) que les tissus embryonnaires de *Leptinotarsa decemlineata* (Say) ne sont pas susceptibles de régénération. Cette différence est-elle susceptible de nous permettre de distinguer les véritables disques imaginaux des formations d'origine larvaire ?

Malgré les difficultés techniques, ce point me paraît digne d'être étudié de près.

CHAPITRE IV

Appareil respiratoire.

W.-M. WHEELER (1889) a décrit chez l'embryon du Doryphore la formation du système trachéen à partir de onze paires d'invaginations hypodermiques, dont deux régresseraient : les pro et métathoraciques.

D'accord avec cet auteur quant à la régression de la première paire, *je n'ai pu, par contre, observer la disparition des invagi-*

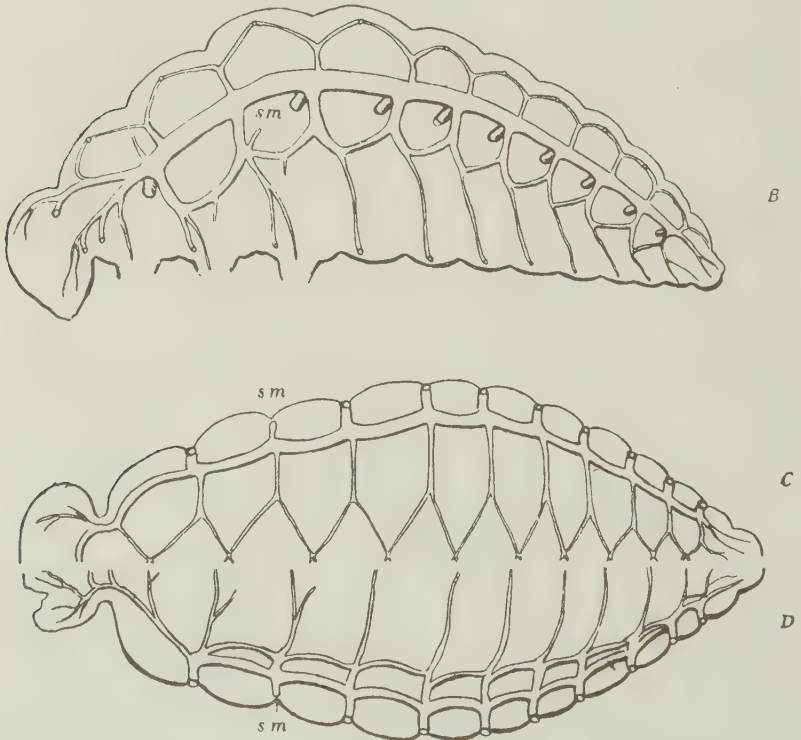


FIG. 19. — APPAREIL TRACHÉEN LARVAIRE

B : de profil; C : en plan, face dorsale; D : en plan, face ventrale.

sm : stigmate métathoracique aveugle.

nations métathoraciques. Si, en effet, le métathorax de la larve ne présente aucun stigmate, la moindre dissection montre qu'un tronc grêle et atrophié reste appendu à l'hypoderme par sa base et entre en rapport avec les troncs longitudinaux par son extrémité distale (R. PATAY, 1939) (fig. 19). Histologiquement, ce tronc, au lieu de présenter les spires chitineuses habituelles, est rempli d'une chitine molle se continuant sans démarcation avec la cuticule sus-jacente. Il reste donc chez la larve dix invaginations trachéennes, dont neuf fonctionnelles.

A la mue nymphale, le stigmate métathoracique devient visible et perméable. Le nombre des orifices fonctionnels reste cependant le même car c'est la dernière paire qui s'atrophie alors, en raison de la rétraction du huitième segment abdominal dans le septième (fig. 20).

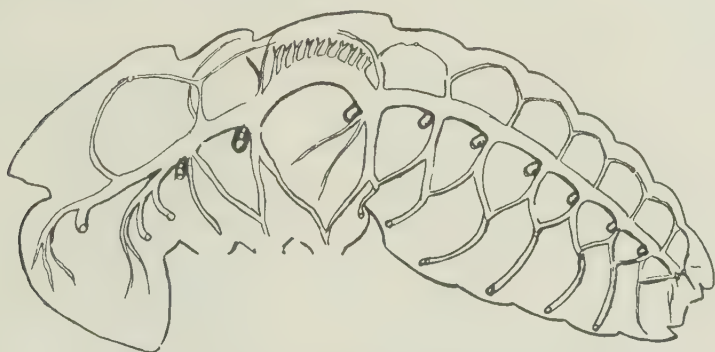


FIG. 20. — APPAREIL TRACHÉEN IMAGINAL

S'il est à peine nécessaire de dire que je n'ai pas retrouvé, au cours de la nymphose, la libération de cellules trachéennes décrite par S. BREED (1903) chez *Thymalus marginicollis* Cheur., il est, par contre, plus important de signaler que je n'ai pu, chez le Doryphore, constater la disparition des trachées métathoraciques observée par POYARKOFF au cours de la métamorphose de la Galéruque. Si le premier stigmate abdominal pousse de grosses branches vers la base des muscles alaires, il n'en n'est pas moins vrai que c'est le double tronc longitudinal situé entre le stigmate métathoracique et le premier

abdominal qui donne le plus de trachées de néoformation. Le processus en est le suivant : Des mitoses apparaissent en certains points de l'épithélium trachéen qui a repris l'aspect embryonnaire en rejetant des boules autotomiques et sa chitine interne. Ces mitoses aboutissent à la formation d'un tube aveugle, bordé de cellules basophiles, globuleuses et mal ordonnées et terminé par un bouquet d'éléments pyriformes (cf. POYARKOFF) (fig. 21, *A*). Ceux-ci donnent ensuite des trachées de moindre diamètre, formées de cellules allongées et également terminées par un bouquet de cellules. Ce sont ces dernières qui, divergeant légèrement, abordent le muscle en divers points (fig. 21, *B*) et deviennent les cellules trachéolaires dont les nombreuses expansions, s'insinuant entre les fibrilles musculaires, donneront les innombrables trachéoles qui parcourent les muscles du vol d'une façon si caractéristique (fig. 21, *C*).

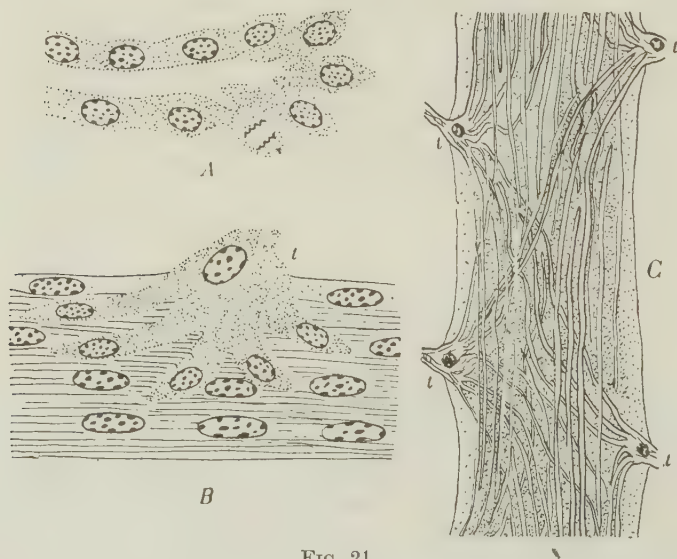


FIG. 21.

A : prolifération trachéenne au cours de la nymphose ; B : pénétration de trachéoles dans un muscle au cours de la nymphose ; C : trachéoles en « anses alternantes » à l'intérieur d'un muscle du vol digéré expérimentalement.

t : cellule trachéolaire.

Tant que la basophilie des prolongements trachéolaires permet de les reconnaître dans le tissu musculaire, il est possible de déceler un noyau à l'extrémité de chacun d'eux. Ceci est d'autant plus important que la question des dernières ramifications de l'appareil trachéen reste à l'ordre du jour.

Depuis qu'H. MEYER (1849) signala la cellule terminale d'où divergent de grêles canalicules, les opinions qui se sont affrontées peuvent se diviser en quatre groupes :

a) A. VON KOELLIKER (1857), A. WEISSMANN (1863-64), M. SCHULTZE (1865), PANTEL (1898), A. PRENANT (1900), L. HENNEGUY (1904), E. GEIPEL (1915) et V. B. WIGGLESWORTH (1930) pensent que ces cellules trachéolaires ne s'anastomosent pas.

b) F. LEYDIG (1866), J. BONGARDT (1903), E. RIEDE (1912), F.-X. WILLIAMS (1916-1917) observent les anastomoses des cellules mais non des trachéoles. Allant plus loin B. LOWNE (1890), R. DE SINÉTY (1901) et P. RÉMY (1925) en font un véritable tissu, conjonctif et péritonéal pour les deux premiers, pouvant devenir musculaire pour le troisième.

c) H.-R. WIELOWIEJSKI (1882), C. VON WISTINGHAUSEN (1890), E. HOLMGREEN (1896), R. DE SINÉTY (1901), ATHANASIU et DRAGOIU (1915) considèrent que les trachéoles elles-mêmes s'anastomosent, constituant ainsi un véritable réseau aérifère.

d) E. HOLMGREEN (1896) et WAHL (1899) pensent que la trachéole est constituée par une succession de cellules que A. VANEY (1902) croit d'origine mésenchymateuse.

D'autre part, si C. VON WISTINGHAUSEN (1890), B. LOWNE (1890), R. FUSARI (1894), R. DE SINÉTY (1901), E. VERATTI (1902) et P. RÉMY (1925) considèrent que trachées et trachéoles s'étalent à la périphérie des organes sans jamais y pénétrer, par contre C. HEINEMANN (1872), C. KUPFFER (1873), C. ÉMERY (1884), A. VON KOELLIKER (1889), H.-R. WIELOWIEJSKI (1890), I. THULIN (1908), A. KOEPPEN (1921) et R. POISSON (1924-1926) ont trouvé trachées ou trachéoles à l'intérieur de divers organes. Plus particulièrement F. LEYDIG (1866), R. LIMBECK (1885), S. RAMON Y CAJAL (1890), A. VON KOELLIKER (1888),

O. SANCHEZ (1907), Ch. PÉREZ (1910), E. POYARKOFF (1910), ATHANASIU et DRĂGOIU (1915) et J. KIELICH (1918) ont montré que de nombreuses trachéoles pénétraient dans les muscles.

Du point de vue physiologique, M. SCHULTZE (1865), H.-R. WIELOWIEJSKI (1882), C. ÉMERY (1884), C. VON WISTINGHAUSEN (1890), A. KOEPPEN (1921), W.-M. DAVIES (1927), V.-B. WIGGLESWORTH (1930) et H.-J.-A. KOCH (1936) observent que les terminaisons trachéolaires contiennent du liquide, alors que PANTEL (1898), P. PORTIER (1911), P. KEILIN (1924, et P. RÉMY (1925) y trouvent un gaz, du moins sur le vivant.

Désireux de suivre les ultimes ramifications de l'appareil respiratoire et d'en étudier la perméabilité, j'ai mis en œuvre une technique simple qui, bien que ne nécessitant pas de fortes pressions, m'a donné une injection très complète du réseau aérifère. Immergeant l'insecte dans une solution chloroformique de Soudan ou de violet Dahlia, je le soumetts sous la cloche à vide, à quelques décompressions coupées de brusques retours à la pression normale. Au bout de quelque temps le colorant a pénétré dans les plus fines trachéoles dont on voit particulièrement les arborescences sur le vaisseau dorsal, le tube digestif et les organes génitaux. Dans les organes à grande oxydation comme les ganglions cérébroïdes et surtout les muscles vibrateurs, ce procédé ne rend pas les mêmes services en raison de la diffusion du colorant. Comme la méthode d'oxydation des leuco-dérivés de P. RÉMY (1925) n'est pas plus pratique dans ce cas, j'ai eu recours à une digestion des tissus ambiants par une solution de pancréatine légèrement acidulée, à l'action de laquelle les trachéoles résistent bien. Enfin l'examen de pièces prélevées *in vivo* et examinées sous le microscope dans une solution isotonique m'a rendu de grands services, me permettant notamment d'assister à l'entrée de l'eau dans les trachéoles.

Grâce à ces diverses techniques, auxquelles s'ajoute l'examen de coupes colorées, j'ai pu observer sur le Doryphore :

1° Qu'à l'instar des trachées de tous calibres, *les trachéoles sont susceptibles de s'anastomoser entre elles.*

Extrêmement longues et enchevêtrées, elles donnent presque toujours l'impression de le faire mais ce n'est que rarement que j'ai pu le vérifier d'une façon indubitable, dans les muscles du vol et sur les gaines ovariennes particulièrement (fig. 22).

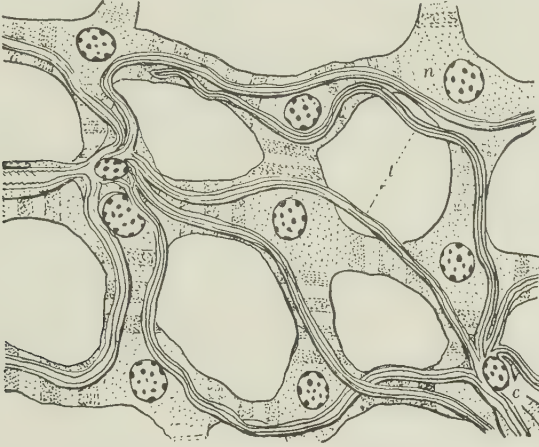


FIG. 22. — MUSCLE DE LA GAINE OVARIENNE AVEC TRACHÉOLES
c : cellules trachéolaires; *n* : noyaux musculaires; *t* : trachéoles franchissant un espace vide.

Le plus souvent, au contraire, il ne s'agit que d'un étroit parallélisme de deux terminaisons venant en sens contraires;

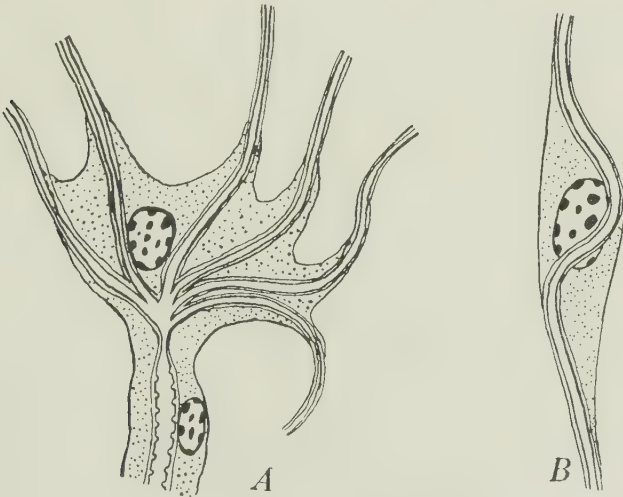


FIG. 23. — A : CELLULE TRACHÉOLAIRE; B : CELLULE RELAI.

2° Que la cellule trachéolaire ramifiée (fig. 23, A) n'est pas toujours la dernière cellule du système puisque les trachéoles, s'insinuant dans les muscles vibrateurs de la nymphe sont nucléées et qu'on rencontre, chez les jeunes larves, de fins canalicules aérifères dénués de spire chitineuse et présentant noyau et plage de cytoplasme au niveau d'un changement de direction ou d'une boucle plus ou moins marqués (fig. 23, B);

3° Que les trachéoles les plus fines contiennent de l'air, puisqu'on peut toujours voir l'eau y pénétrer;

4° Que le système trachéen, issu de l'hypoderme, est indépendant des tissus conjonctifs et musculaires (fig. 22, t) après lesquels il se développe, chez l'embryon aussi bien que chez la nymphe (fig. 59, D);

5° Que les trachées et trachéoles peuvent pénétrer dans les tissus les plus denses, comme le prouvent les nombreuses anses aérifères des ganglions cérébroïdes.

CHAPITRE V

Œnocytes.

Depuis J.-H. FABRE (1856), S. SIRODOT (1859) et H. VON WIELOWIEJSKI (1885), les œnocytes ont fait l'objet de nombreuses recherches qui, du point de vue qui nous intéresse ici, peuvent se résumer de la manière suivante : Les œnocytes larvaires sont issus de l'ectoderme, particulièrement au niveau des invaginations trachéennes. La plupart ne présentent qu'une augmentation de taille au cours de la vie larvaire, et seule A. HUFNAGEL a vu des figures de division chez un Lépidoptère *Hyponomeuta padella* L. Certains auteurs, H. ALBRO (1930), par exemple, ont noté des transformations en rapport avec les mues. D'une manière générale, les auteurs qui ont étudié la nymphose des insectes holométaboles ont vu les œnocytes imaginaires sortir de l'hypoderme : H. VON WIELOWIEJSKY (1886), par exemple, chez les Diptères ; Ch. PÉREZ (1911), C. W. TIEGS (1922), VEJDOVSKY (1925) et M. VERGNE (1935) chez les Hyménoptères ; A. VERNON (1900), STENDELL (1912) et A. HUFNAGEL (1918) chez les Lépidoptères, soit directement, soit après avoir constitué des amas sous la basale hypodermique.

Il en est de même chez les Coléoptères d'après W. M. WHEELER (1899), Fl.-V. MURRAY et O. W. TIEGS (1934) ; toutefois, il semble qu'il y ait parfois des processus aberrants, puisque POYARKOFF (1910) a retrouvé chez la Galéruque de l'Orme un bourgeonnement d'œnocytes imaginaires à partir des œnocytes larvaires que Ch. PÉREZ (1902) avait précédemment observé chez la Fourmi rousse. Le fait est d'autant plus intéressant que, travaillant sur une autre Chrysomélide, j'ai retrouvé le processus classique et non les figures reproduites par POYARKOFF.

Si je n'ai pu saisir la formation des œnocytes larvaires chez l'embryon du Doryphore, leur précoce apparition au voisinage

des invaginations trachéennes (fig. 24, A : o) correspond trop à la description de O. W. TIEGS et FL.-V. MURRAY (1938) pour que je mette celle-ci en doute. Comme la plupart des chercheurs, également, je n'ai pu observer que l'augmentation progressive de leur volume (fig. 24, B : o) et un aspect légèrement vacuolaire

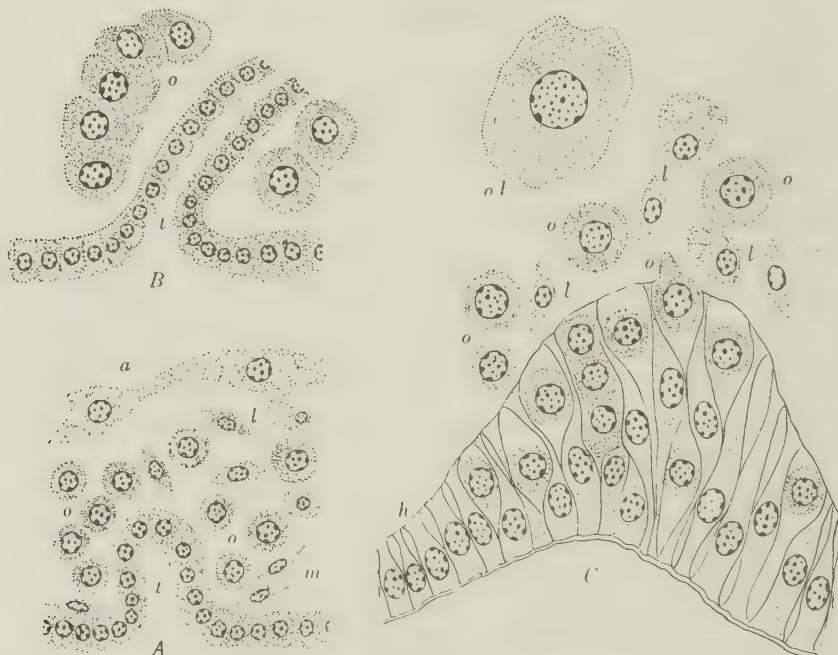


FIG. 24. — A : APPARITION DES OENOCYTES LARVAIRES AUTOUR D'UNE INVAGINATION TRACHÉENNE (embryon de 4 jours).

t : invagination trachéenne; o : œnocytes; l : leucocytes; m : myoblastes; a : cellules adipeuses.

B : OENOCYTES CHEZ UN EMBRYON DE 6 JOURS.

t : trachées; o : œnocytes.

C : FORMATION DES OENOCYTES IMAGINAUX DANS L'HYPODERME DE LA PRÉNYPHE

h : hypoderme; l : leucocytes; ol : œnocyte larvaire; o : œnocytes imaginaux.

au moment des mues. Au début de la pré-nymphose apparaît une large couronne de vacuoles qui s'étale de plus en plus au cours de la vie nymphale (fig. 24, C : ol), le cytoplasme redevenant homogène aussitôt après la mue imaginale. Les œnocytes larvaires persistent, en effet, au moins jusqu'à ce moment.

Un peu avant la mue nymphale, l'hypoderme péristigmatique du premier segment abdominal devient plus haut. Certaines cellules hypodermiques deviennent libres et se disposent en file entre les cellules normales, présentant des faces planes par pressions réciproques. La membrane basale se rompt (fig. 24, *C*) et les cellules s'échappent pour augmenter sensiblement de volume au voisinage de ce point. Leur cytoplasme homogène, la taille et la richesse en chromatine de leurs noyaux les font aisément reconnaître au milieu des leucocytes. Chez la nymphe de 24 heures, la plupart ont déjà doublé de volume et seuls quelques retardataires sont encore visibles dans l'hypoderme qu'ils sont en train de quitter. Doués de mouvements amiboïdes, ils se distribuent un peu partout, mais particulièrement dans le thorax, s'insinuent entre les cellules adipeuses et s'y incrustent, entrant en rapport avec les trachées ou trachéoles. A la mue imaginale, ils sont immobiles et en étroit contact avec les cellules adipeuses (fig. 50, *F*). Leur cytoplasme est dense, leurs noyaux riches en chromatine et de forme sphérique.

CHAPITRE VI

Tube digestif.

Le tube digestif de *Leptinotarsa decemlineata* (Say) apparaît très tôt chez l'embryon, sous forme d'invaginations stomo et proctodæales. Mais, contrairement à ce qu'ont décrit W. M. WHEELER (1889) sur ce même Chrysomèle, L. E. S. EAS-THAM (1930) et SABURO SAÏTO (1937) sur divers insectes, dont des Coléoptères, ainsi que D. L. WRAY (1937) sur *Calandra callosa* Olivier, je n'ai pu constater aucun refoulement d'éléments endodermiques. Bien au contraire, j'ai observé comme A. LECAILLON (1898) ainsi que D. W. TIEGS et H. V. MURRAY (1938) que les parois latérales des invaginations ectodermiques, rencontrant le vitellus, continuent à progresser en constituant autour de lui l'épithélium chylique, tandis que le fond des invaginations, s'aplatissant, constitue de minces cloisons qui disparaissent lors de l'éclosion (fig. 29). Notons, en passant, que la valvule œsophagienne se forme en avant de la cloison antérieure et les invaginations malpighiennes en arrière de la cloison postérieure. Retrouvant chez l'embryon de Doryphore la masse mésodermique ventrale juxta-vitelline dont N. PATERSON (1935) a fait l'origine du mésenteron de *Corynodes pusis* L., je n'y vois, pour ma part, que l'origine de la musculature intestinale. Chez l'embryon de six jours, le tube digestif est parfaitement organisé et, parmi les cellules cylindriques qui tapissent l'intestin moyen, on peut voir, de place en place, de petits éléments qui sont, sans aucun doute, les cellules de remplacement. Ces cellules ont fait l'objet de maints travaux, en raison du rôle qu'elles sont destinées à jouer. A. MOBUSZ (1897) chez les Anthrènes et W. KARAWAIEW (1899) sur *Anobium paniceum* L. les ont également trouvées chez l'embryon, tandis que J.-A. BEAL (1927) ne les voit apparaître que très tardivement chez la larve de *Pityogenes Hopkinsi* Swaine.

Tous les auteurs, sauf C. W. TIEGS (1922) sur *Nasonia*, reconnaissent aux cellules de remplacement le pouvoir de se multiplier au cours de la vie larvaire. Peut-être serait-il bon, cependant, de reprendre cette étude car si cette multiplication aboutit chez tous les insectes, à la constitution d'îlots de cellules jeunes allant du discret « bulbe d'oignon » intercalé entre deux cellules muqueuses, à la crypte faisant hernie dans le coelome, il ne semble pas toujours clairement établi que cette prolifération aboutisse à la formation de cellules épithéliales larvaires remplaçant celles qui ont dû périr ou per-



FIG. 25. — VALVULE ŒSOPHAGIENNE LARVAIRE
(début de la prolifération)

S : stomodæum; M : intestin moyen.

a : chitine et épithélium œsophagiens; b : épithélium valvulaire proliférant et chitine gonflée; c : cellules intermédiaires; d : épithélium chylifique; e : îlots de cellules de remplacement; f : muscles transverses; g : muscles longitudinaux; h : basale; r : point de rupture de la basale.

mettant l'accroissement du mésenteron. Chez le Doryphore, ces dernières fonctions sont très nettes et je les tiens comme l'unique raison d'être des petits îlots en bulbe d'oignon qui siègent sur la basale et présentent de fréquentes karyocinèses, alors qu'on n'en observe jamais sur les grandes cellules (fig. 25 : e). Seul R.-J. BUSNEL (1936), a observé chez *Acanthoscelides obtectus* Say, une modification de la muqueuse chylifique au moment des mues. Chez le Doryphore, je n'ai pu constater le rejet de boules cytoplasmiques et la disparition temporaire des limites cellulaires et nucléaires décrits par cet auteur.

Comme je l'ai dit précédemment, la nymphose est annoncée par deux phénomènes simultanés, la rétraction des tissus pédieux et la prolifération des cellules de la valvule œsophagienne. Cette dernière semble commune à tous les insectes holométaboles, mais elle n'est souvent que le résultat de l'activité d'un « anneau imaginal » nettement limité et reconnaissable dès la vie larvaire. Chez les Diptères, les Hyménoptères et les Lépidoptères, cette activité a pour but soit de régénérer l'intestin antérieur, soit de le prolonger en arrière.

Chez les Coléoptères, C. RENGEL (1897), sur *Tenebrio molitor* L., et W. KARAWAIEW (1898) sur *Anobium paniceum* L., ont observé la prolifération des cellules valvulaires sans en indiquer le résultat, tandis que P. DEGENER (1900), sur l'Hydrophile, la voit régénérer le stomodæum détruit par les phagocytes (?).

Chez la larve du Doryphore, l'épithélium, aplati et cubique au niveau de l'œsophage, devient cylindrique sur la valvule.

Dans le fond du repli valvulaire, les cellules, étroites comme les précédentes, mais non recouvertes de chitine, n'ont ni l'aspect des cellules chyliques ni celui des cellules embryonnaires d'un « disque imaginal » dont elles ne remplissent d'ailleurs pas le rôle (fig. 25 : c). Lorsque la larve, enfoncée dans le sol, s'apprête à rétracter ses pattes (voir plus haut), les cellules de la valvule deviennent basophiles et se mettent à proliférer par des karyocinèses superficielles en même temps que son intima se gonfle et semble soulevée par le rejet de boules autotomiques et autres gouttelettes issues des cellules valvulaires. Au delà de l'anneau indifférencié, les cellules de l'intestin moyen sécrètent abondamment et rejettent dans la lumière de volumineuses boules cytoplasmiques. Bientôt, soit sous la pression des cellules valvulaires, soit par une action de la couche musculaire, la *membrane basale qui était continue du pharynx au rectum se rompt entre les cellules valvulaires et les cellules indifférenciées*. Tandis que le bord antérieur de cette solution de continuité se rétracte, la lèvre postérieure se relève vers l'intérieur, permettant ainsi aux cellules valvulaires de venir buter contre sa face externe et glisser sous elle (fig. 26).

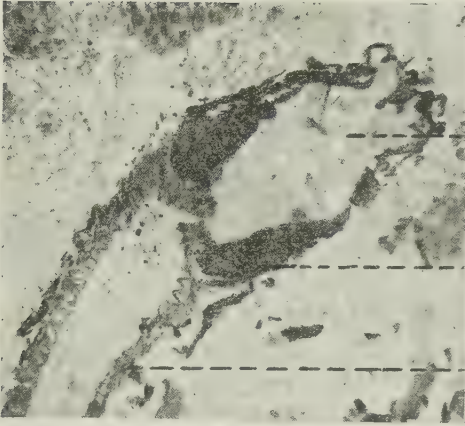


FIG. 26.

PROLIFÉRATION
DE LA VALVULE
ESOPHAGIENNE

début du décollement
de la muqueuse.

a : œsophage ; *b* : val-
vule ; *c* : muqueuse ; de
l'intestin moyen (mi-
crophoto).

FIG. 27.

RETOURNEMENT
DE LA MUQUEUSE
(détail)

c : muqueuse intes-
tinale ; *e* : décol-
lement de la
basale ; *f* : muscu-
leuse ; *g* : basale
décollée et re-
pliée ; *h* : cellules
fusiformes d'ori-
gine valvulaire.

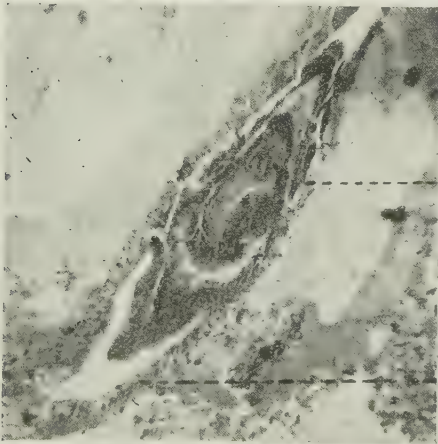


FIG. 28.

MUE NYMPHALE
DE L'INTESTIN MOYEN
(à mi parcours)

c : muqueuse en cours de
décollement ; *d* : corps
jaune constitué par la mu-
queuse décollée et des
cellules fusiformes valvu-
laires.

Les cellules valvulaires, devenues libres et fusiformes, continuent à proliférer et semblent refouler, en la retournant, la muqueuse chylifique, basale comprise, comme une main, introduite dans une manche, peut en retourner la doublure décousue (fig. 27).

Des cellules valvulaires s'insinuent d'ailleurs assez loin entre la basale et la couche des muscles transversaux, préparant ainsi ce retournement. Il est fort probable que l'expulsion du « corps jaune » (fig. 28) est également due à une contraction musculaire, sorte de « vis a tergo », car l'intestin moyen se rétrécit fortement à mesure que le corps jaune glisse vers l'arrière.

La muqueuse larvaire ainsi retournée commence bientôt à franchir le pylore. Elle subit alors une digestion qui fait disparaître les cellules épithéliales, les îlots de régénération ainsi que les cellules fusiformes périphériques. Seule, la basale reste reconnaissable, bien qu'ayant subi un gonflement et une perte de ses affinités tinctoriales. Ce n'est qu'au moment où le retournement atteint la région pylorique que la membrane basale se rompt au niveau de sa jonction avec son homologue proctodæale. La masse de cellules fusiformes qui semblait pousser le corps jaune en arrière s'arrête alors et obture l'extrémité postérieure du mésenteron comme la prolifération valvulaire, rejetant l'intima en avant, avait obstrué l'orifice œsophago-mésentérique.

La mue nymphale, survenant, entraîne les intimas stomo et proctodæales, cette dernière contenant les restes du corps jaune.

E. POYARKOFF (1910) pense que ce retournement, ne s'accompagnant d'aucune rupture de la membrane basale, a pour résultat de rejeter à l'extérieur toute la flore microbienne intestinale.

De fait, tous les ensemencements effectués avec le contenu de l'intestin moyen des nymphes de *Doryphore* sont restés stériles, alors que celui de la larve contient de très nombreux germes.

Au moment de la mue nymphale, les cellules valvulaires qui remplissent le mésenteron deviennent vacuolaires, sécrètent

un mucus abondant et fondent véritablement, dans une large proportion.

Les bouchons antérieur et postérieur s'organisent en de minces cloisons à double paroi, l'externe faisant partie de l'intestin antérieur ou postérieur et contribuant à sécréter l'intima, l'autre faisant partie de l'épithélium nymphal de l'intestin moyen. Comme chez l'embryon, la valvule œsophagienne se reconstitue en avant de la cloison antérieure; par contre, *la cloison postérieure abolit cette fois toute communication entre les tubes de Malpighi et le proctodæum*. La fonte des cellules distendant l'intestin, les cellules périphériques étalées sur la *muscularis* prennent l'aspect d'un épithélium nymphal sous lequel persistent quelques éléments aplatis. Cet épithélium, reconstituant une basale, devient peu à peu cylindrique. Des papilles apparaissent puis s'effacent. Les cellules aplaties entrent alors en division et forment des îlots qui, écartant les fibres musculaires sous-jacentes et refoulant la basale, viennent faire hernie dans le coelome. Ces cryptes de régénération, continuant à proliférer, étalent leurs cellules sous l'épithélium nymphal « comme un bourgeon étale ses feuilles » selon la comparaison de J. FEYTAUD (1912). Cet étalement décolle l'épithélium nymphal de la basale et le rejette dans la lumière où il est plus ou moins lysé.

Les cloisons antérieure et postérieure disparaissent alors et l'intestin moyen imaginal devient fonctionnel, avec ses hautes cellules cylindriques et ses cryptes sécrétrices et proliférantes.

Ce processus de rénovation de l'intestin moyen ressemble, trait pour trait, à celui que E. POYARKOFF (*op. cit.*) a observé chez la Galéruque, sauf sur un point : Je n'ai pu, chez le Doryphore, observer la phagocytose des cellules épithéliales par les cellules de remplacement. Ce mode est-il spécial aux Chrysomélides ? Je ne le pense pas.

En effet, C. RENGEL (1897) attribue le renouvellement de l'épithélium chylique du *Tenebrio molitor* L. aux îlots de remplacement franchissant la *basale décollée*, mais cherche à l'extérieur (cellules sanguines) l'origine des éléments fusiformes qu'il trouve sous cette basale. Faute d'avoir fait des coupes longitudinales, il n'a pu interpréter la prolifération valvulaire

et n'a pas vu que le décollement de la basale progressait d'avant en arrière. A. MOBUSZ (1897) sur l'Anthrène, observe également le décollement de la basale mais rejoint les tenants du processus classique, W. KARAWAIEW (1899), P. DEGENER (1900) et J.-A. BEAL (1927) en attribuant le nouvel épithélium à la prolifération sur place d'îlots imaginaires.

FL.-V. MURRAY et O. W. TIEGS (1934), sur *Calandra oryzae* L., signalent le « Transitional épithélium », mais accordent à la prolifération de la partie postérieure du stomodæum la plus large part dans la formation de la muqueuse imaginaire de l'intestin moyen. Toutefois ces auteurs, ne faisant nulle allusion à une basale, observent que les cellules de remplacement quittent l'épithélium larvaire tombé dans la lumière pour aller, extérieurement, à l'épithélium d'origine stomodæal, former les cæcums de l'intestin moyen.

R.-J. BUSNEL (1936) décrit un processus se rapprochant plus étroitement encore des phénomènes embryonnaires, puisqu'il observe la chute de la muqueuse larvaire et son remplacement par de petites cellules fusiformes issues de la prolifération des anneaux imaginaires antérieur et postérieur.

De toutes façons on peut conclure que, chez les Coléoptères, ce ou ces anneaux ne semblent pas destinés à régénérer l'intestin antérieur ou postérieur, car, seul, DEGENER (*op. cit.*) en a observé la destruction.

Chez le Doryphore, les épithéliums des stomo- et proctodæums prennent, au début de la métamorphose, une forme plus régulière. Leurs cellules deviennent basophiles et l'intima, gonflée, se décolle pour s'en aller avec la mue nymphale.

Les cellules, devenues cylindriques et vacuolaires, sécrètent une mince intima nymphale aussitôt décollée. C'est sous elle que l'on peut observer des rejets de boules et des mitoses isolées.

Tout rentre dans l'ordre au moment de la mue imaginaire.

CHAPITRE VII

Tubes de Malpighi.

En s'appliquant contre le vitellus, l'extrémité aveugle de l'invagination proctodæale émet six petits diverticules en doigt de gant qui se recourbent progressivement en arrière de sorte que leurs extrémités arrivent bientôt au voisinage de la partie postérieure du proctodæum (fig. 29 : *t*). Elles sont

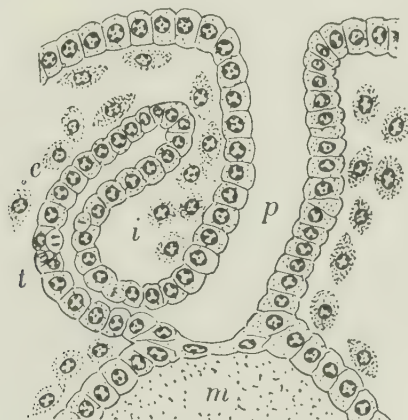


FIG. 29. — FORMATION DES TUBES DE MALPIGHI

p : proctodæum ; *m* : mésentéron ; *i* : couche mésodermique interne ;
e : couche mésodermique externe ; *t* : tube de Malpighi.

alors prises entre la couche de cellules mésodermiques formant la musculature rectale (fig. 29 : *i*) et une deuxième couche qui s'organise autour (fig. 29 : *e*). La donnée classique qui, H. HENSON (1930) mis à part, assigne aux tubes de Malpighi une origine proctodæale se trouve vérifiée une fois de plus. Je ne pense pas, par contre, qu'il faille les assimiler aux stigmates manquants, comme le veulent B. GRASSI (1884) et L. HENNEGUY (1904), puisqu'il y a six tubes chez les Chryso-

mèlides et qu'il n'y manque qu'une paire de stigmates. En outre, ces deux auteurs ont vu les invaginations malpighiennes apparaître avant l'invagination proctodæale alors que c'est l'inverse chez les Chrysomèlides, comme W. M. WHEELER (1889), A. LECAILLON (1898), N. PATERSON (1935) et moi-même avons pu le constater.

A. LECAILLON (*op. cit.*), qui décrit l'enfoncement de l'extrémité aveugle des tubes malpighiens de divers Chrysomèles sous le mésoderme péri-proctodæal, de même que A. VON GORKA (1914) et B. A. MARCUS (1930), qui admettent leur pénétration dans la musculature rectale, semblent n'avoir pas vu qu'il s'agit en réalité d'une application des portions terminales des tubes malpighiens sur le mésoderme donnant la musculature rectale et d'un encerclement secondaire du tout par une nouvelle couche de cellules mésodermiques. L'embryologie apporte donc « l'argument décisif prouvant que la membrane péri-intestinale est distincte de l'intestin » que réclame A. CONET (1934).

Cette « membrane » n'en n'est d'ailleurs pas une, mais bien un véritable feutrage conjonctif limité extérieurement et intérieurement par une lame péritonéale.

C'est dans ce feutrage que serpentent les tubes de Malpighi accolés à la lame interne sur les deux tiers de leur surface mais n'adhérant à la lame externe qu'au niveau des « cellules en coupole ». Ce manchon n'est fixé au rectum qu'à ses deux extrémités et rien n'est plus facile que de l'en détacher. L'espace compris entre le rectum et sa musculature d'une part, et le manchon d'autre part, est toujours plus ou moins rempli de sang contenant des leucocytes (M. POLL, 1936). Je pense que cette cavité communique avec le cœlome par un petit orifice situé à la base du muscle recto-cardiaque (R. PATAY, 1937) car si on injecte de l'encre de Chine dans la dite cavité, c'est toujours en ce point qu'elle s'échappe dès que la pression devient un peu forte. Tout cela prouve que le manchon péri-intestinal est une formation indépendante du rectum.

Le fait que, chez le Doryphore, les fibrilles musculaires spiralées des tubes libres divergent sur la lame externe du manchon (*contra* POYARKOFF) semble indiquer que ce dernier

a quelques rapports avec la séreuse des tubes libres (cf. POYARKOFF). Dans le manchon, les tubes de Malpighi, d'abord régulièrement cylindriques, forment bientôt de petits diverticules latéraux qui leur donnent l'aspect contourné. C'est sur ces diverticules que vont alors se différencier les « Cryptonéphridies » de M. POLL (1934) ou « Cryptosolénies » de L. LISON (1937). Ces organes, objets de nombreux travaux, ont été décrits pour la première fois par E. POYARKOFF (1910) en ces termes : « Certains d'entre eux (les noyaux malpighiens) sont plus petits et proéminent dans la cavité générale; la lumière envoie un diverticule qui rend très mince la paroi de cette cellule... Il se forme extérieurement une mince enveloppe formée de petites

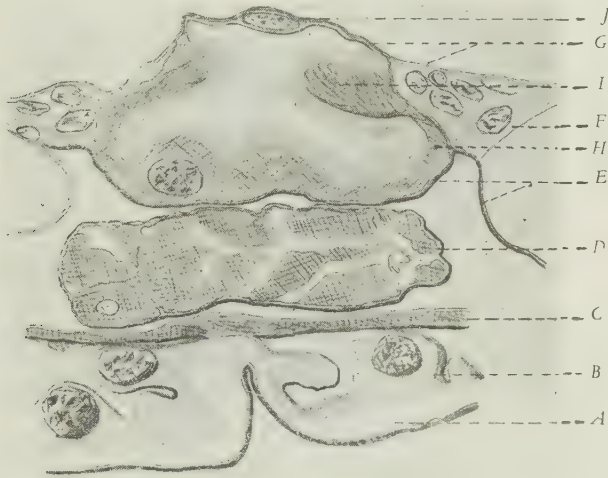


FIG. 30. — CRYPTONÉPHRIDIE SUR COUPE TRANSVERSALE DU RECTUM

- A : intima chitineuse; B : épithélium rectal; C : fibres muscul. transv.; D : fibres muscul. long.; E : membrane interne du manchon; F : cellules interméd.; G : membrane péritonéale; H : épithélium malpighien; I : bourrelet; J : cellule en coupole.

cellules. En passant sur les petites cellules proéminentes du tube de Malpighi, cette enveloppe s'amincit beaucoup.» Je n'aurais rien à ajouter à cette description si la nature et la disposition des cellules proéminentes n'avaient été mises en

doute. Pour A. CONET (1934), « la couche épithéliale et la membrane basale (du tube de Malpighi) semblent avoir disparu » et le petit noyau serait péritonéal. Pour Max POLL (*op. cit.*) cette cellule est malpighienne mais se trouve à côté d'un orifice faisant communiquer la lumière du tube malpighien avec le coelome à travers une zone hyaline de la membrane périrectale.

L. LISON (*op. cit.*), travaillant également sur *Tenebrio molitor* L., se range à l'avis de M. POLL quant à la nature malpighienne du petit noyau mais estime qu'au lieu de l'orifice décrit par ce dernier il y a un disque hyalin de « substance à chlorure ». Reprenant cette étude sur le Doryphore (L. LISON, 1938),

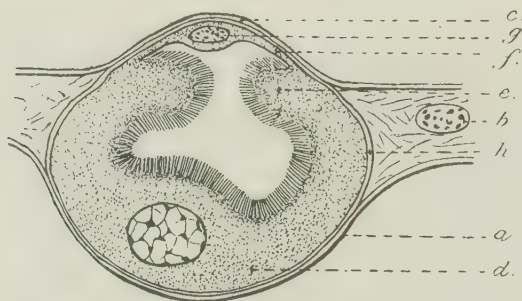


FIG. 31. — COUPE D'UNE CRYPTONÉPHRIDIE

a : membrane interne du manchon; *b* : tissu intermédiaire; *c* : membrane péritonéale; *d* : cellule malpighienne normale; *e* : bourrelet malpighien; *f* : cellule en coupole; *h* : noyau de la cellule; *h* : membrane basale malpighienne.

il affirme à nouveau que la paroi malpighienne a totalement disparu à ce niveau « sauf peut-être toutefois la basale du tube ». Cette dernière réserve a trait à l'une de mes notes sur la question (R. PATAY, 1937, 2).

J'ai pu, en effet, vérifier sur *Leptinotarsa decemlineata* (Say) la description de E. POYARKOFF citée plus haut. Chez cet insecte, la Cryptosolénie se présente de la façon suivante (fig. 30 et 31) : De structure normale dans la partie profonde, les cellules malpighiennes forment un bourrelet volumineux au niveau du point de jonction du tube avec la lame péritonéale externe, bourrelet plus ou moins vacuolaire, surmontée d'une bordure

en brosse particulièrement touffue et contenant souvent un noyau. Se rattachant à la base externe de ce bourrelet, une cellule extrêmement mince, sans bordure en brosse, forme une sorte de coupole convexe en dehors. Cette cellule a une membrane basale que recouvre la lame péritonéale. Le noyau, central ou légèrement périphérique, est très pauvre en chromatine. Lenticulaire, il fait une légère hernie sur la face concave. Mais la couche de cytoplasme est si mince et la basale est si étroitement accolée à la membrane péritonéale sus-jacente, que j'aurais hésité à conclure si je n'avais vu apparaître, régresser, puis reparaître ce dispositif.

Au cours du premier âge, on voit, en effet, certaines cellules malpighiennes s'élever et se creuser d'une sorte de crypte, puis s'amincir en entrant en contact avec la membrane péritonéale. De même, à la nymphose, il est possible de constater à la fois un épaissement de la lame péritonéale et une « réapparition » de la couche cytoplasmique autour du noyau de la coupole, tandis que la cellule malpighienne voisine, s'étalant, ferme la crypte sus-jacente plus ou moins complètement (fig. 32).

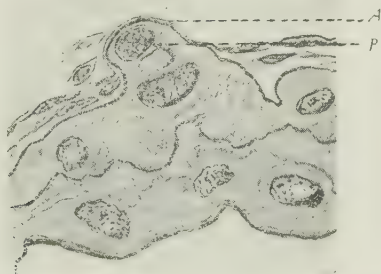


FIG. 32. — CRYPTONÉPHRIDIE D'UNE NYMPHE
A : membrane péritonéale; B : cellule en coupole.

C'est cette dernière cellule que M. GALLETTI (1939) assimile, à tort, à la cellule en battant de cloche de *Tenebrio molitor*, homologue de notre cellule en coupole. Le fait, pour cette dernière, de ne pas réagir au NO^3Ag durant la nymphose ne prouve pas sa nature conjonctive car j'ai pu constater que

l'activité excrétrice des tubes de Malpighi était arrêtée, de l'établissement de la cloison mésentéro-proctodæale à sa disparition. Comme l'ensemble des tubes péirectaux, les « cryptosolénies » prennent un aspect de plus en plus embryonnaire jusqu'au cinquième jour de la nymphose, après lequel elles reprennent progressivement un aspect normal. Au huitième jour le petit noyau est revenu en contact avec la basale en coupole et le cytoplasme environnant, très vacuolaire, s'aplatit.

Le noyau sous-jacent reprend sa position latérale et une communication nette se rétablit entre la crypte et la lumière du tube. Chez l'imago sortant de terre, la cellule en coupole a retrouvé son aspect « en verre de montre » et ne présente plus qu'une mince lame cytoplasmique autour du noyau.

La nature malpighienne de cette « cellule en coupole » me paraît donc hors de doute. Il est plus difficile de déterminer si elle présente un orifice à certains moments. J'ai dit que je voyais une très mince couche de cytoplasme sur une membrane basale dont L. LISON (*op. cit.*) admet l'existence. Du point de vue physiologique, je ne pense pas que la distinction soit très importante. Quant à la lame péritonéale, elle ne présente elle-même aucun orifice au niveau des coupoles, mais seulement une zone hyaline exempte de trachéoles ou de fibrilles musculaires, comme il est facile de s'en rendre compte en la décollant et en l'examinant sur lame. Les tubes de Malpighi ne pouvant, de ce fait, se comparer à des néphridies, le terme de Cryptosolénie proposé par L. LISON (1937) me paraît donc être préférable à celui de cryptonéphridie employé par M. POLL (1934).

Au cours du développement embryonnaire dû à de nombreuses mitoses, les six tubes qui serpentent sur le rectum se réunissent trois par trois pour constituer deux troncs communs extrêmement courts et à lumière unique. Parvenu à sa constitution définitive au moment de l'éclosion (fig. 33), l'appareil malpighien ne présente plus de karyocinèses. Son accroissement post-embryonnaire considérable est donc uniquement le fait de l'augmentation de volume des cellules (fig. 34). Mais à mesure que les cellules grossissent, elles modifient leur aspect. Au premier stade, les cellules malpighiennes, régulièrement cylindriques chez l'embryon, arrondissent leur face interne, en même

temps que leur face externe présente, tout contre la membrane basale, une zone plus claire, finement vacuolaire. Au deuxième âge les cellules forment de véritables festons du côté de la lumière du tube et, au troisième âge, les espaces libres intercellulaires se prolongent en diverticules multiples à la base des cellules, y formant de véritables cryptes parfois très voisines

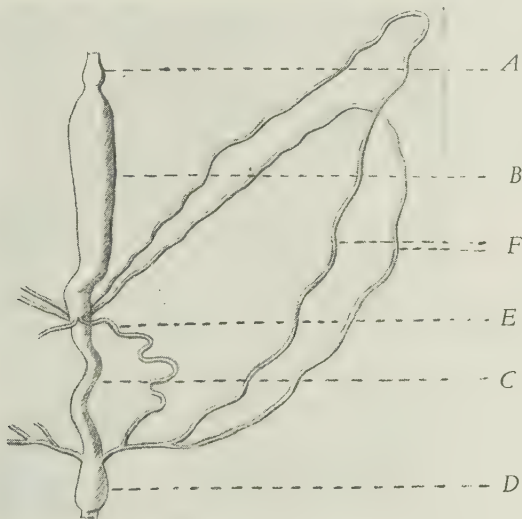


FIG. 33. — TUBES DE MALPIGHI (face ventrale)

A : œsophage; B : intestin moyen; C : intestin postérieur; D : rectum; E : tube court gauche; F : tubes longs gauches.

de la basale. Au quatrième âge, l'aspect histologique de la portion libre des tubes de Malpighi est, *grosso modo*, la suivante :

Extérieurement une membrane péritonéale, dont les noyaux font saillie par places et dont la surface est parcourue par de rares trachéoles. De fines fibrilles musculaires enroulées en spirale sur la basale malpighienne présentent à la coupe une section arrondie. Limitées extérieurement par une basale mince mais nette, les cellules malpighiennes offrent du côté de la lumière des aspects fort différents : Tantôt volumineuses et

arrondies, elles montrent souvent des cryptes sous le noyau; tantôt très aplaties et bosselées seulement au niveau de gros noyaux à chromatine extrêmement granuleuse, elles semblent alors ne constituer qu'une pellicule collée à la basale. Dans tous les cas, le cytoplasme est toujours bourré de petites vacuoles

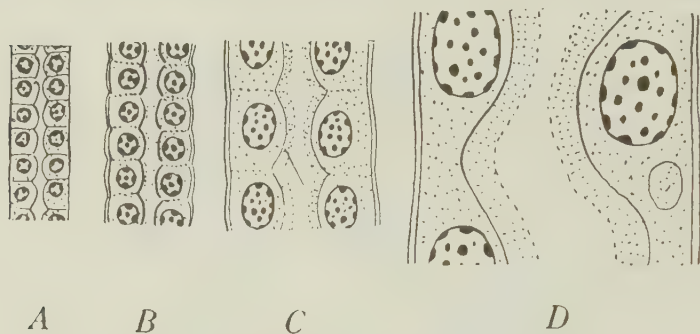


FIG. 34. — TUBES DE MALPIGHI AUX DIVERS STADES

A : larve venant d'éclore; B : larve du 2^e âge; C : larve du 3^e âge; D : larve âgée.

et la surface présente constamment une longue bordure en brosse que l'on retrouve jusque dans les cryptes. Les tubes courts ont généralement un épithélium plus haut et plus régulier que les tubes longs. Les limites cellulaires sont assez nettes. A l'approche du tube digestif, les cellules malpighiennes des tubes longs deviennent plus nombreuses et plus serrées, les hautes cellules de l'intestin moyen les remplaçant brusquement. Les quatre tubes longs s'ouvrent côte à côte à la limite de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur, l'épithélium du premier les entourant presque de toutes parts et l'épithélium cuticulaire du second débutant au niveau même de leur limite inférieure (fig. 35, A). Les tubes courts, au contraire, gardent le même aspect jusqu'à leur ouverture qui se fait en plein épithélium chylique (fig. 35, B). La musculature des tubes longs devient plus importante à l'approche du tube digestif, mais aucun des six tubes ne possède de véritable sphincter à son embouchure. L'intestin moyen étant formé par la prolifération des invaginations stomo et proctodæales, il n'y a rien d'étonnant à ce qu'au cours du développement, les tubes

malpighiens viennent s'ouvrir dans l'intestin, comme A. VON GORKA (1914) l'a vu chez les Coléoptères et M. TIRELLI (1936) chez les Diptères.

Lorsque l'extrémité postérieure de l'intestin moyen est obturée, peu avant la mue nymphale, les cellules des tubes libres deviennent moins hautes, plus régulières, mais extrêmement vacuolaires.

Au début de la nymphose (1^{er}, 2^e et 3^e jour) les cellules sont de plus en plus basses, de plus en plus vacuolaires surtout sur leur bord externe. Leurs noyaux, allongés transversalement, présentent des bords irréguliers, voire déchiquetés. Au quatrième jour l'aspect de certains noyaux, la teinte de la zone

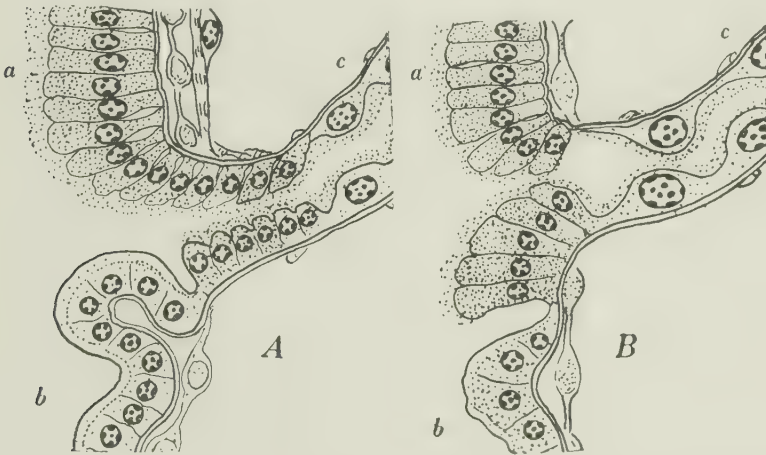


FIG. 35. — RAPPORTS DES TUBES DE MALPIGHI AVEC L'INTESTIN MOYEN

A : abouchement d'un tube long ; B : abouchement d'un tube court.

a : épithélium chylifique ; b : épithélium proctodéal ; c : tube de Malpighi.

interne du cytoplasme et même certains grains basophiles libres, font penser à un rejet de chromatine dans la lumière des tubes. Quoiqu'il en soit, les noyaux redeviennent plus réguliers, à contours plus nets, le cytoplasme redevient plus dense, d'abord sur le bord interne, puis sur le bord externe des cellules, pour reprendre bientôt l'aspect classique lors de la mue imaginale, sans que nous ayons pu déceler la moindre destruction comme la moindre division cellulaire.

Chez la Galéruque de l'Orme, E. POYARKOFF a vu des petits noyaux préexistants s'entourer de cytoplasme, se diviser activement par mitoses et gagner le milieu des tubes.

Ces petits éléments fusiformes rejetteraient alors dans la cavité générale les gros noyaux larvaires en chromatolyse puis prendraient leur place en se nourrissant de leur cytoplasme. Plus récemment (1934) FL.-V. MURRAY et O.-W. TIEGS ont également observé, chez *Calandra oryzae* L., des cellules imaginales éparses qui prolifèrent par karyocinèses dès la prénymphose, rejetant les cellules larvaires dégénérées dans la lumière du tube où elles sont désintégrées puis absorbées par les cellules imaginales. W. KARAWAIEW (1898) et P. DEGENER (1900) n'ont, par contre, décrit que de légers remaniements et H. ITO (1923) n'a pu observer, chez *Gnathocerus cornutus* Thunberg, que des symptômes de dégénérescence (réduction de la lumière, cytoplasme vacuolaire, chromatine agglutinée, etc.) qui rentrent dans l'ordre à la fin de la nymphose.

CHAPITRE VIII

Glandes salivaires.

Je n'ai trouvé, dans les travaux de W.-M. WHEELER (1899) et de A. LECAILLON (1898), nulle mention du développement embryonnaire des glandes salivaires. De même, les seules recherches concernant la métamorphose de ces organes sont celles de E. POYARKOFF (1910) et de Fl.-V. MURRAY et O.-W. TIEGS (1934).

Chez la Galéruque, le premier a vu les cellules glandulaires devenir vacuolaires, puis rejeter des boules cytoplasmiques, les leucocytes s'accolant à la glande ou s'y insinuant.

Le cytoplasme des cellules devient alors granuleux et des boules de dégénérescence peuvent être englobées par des cellules grasses. Et POYARKOFF écrit : « *La phagocytose des glandes salivaires est généralement terminée vers la mue nymphale, le canalicule peut persister quelque temps.* » Chez la nymphe de trois jours, il voit « apparaître à la base de la première paire de maxilles un petit bourgeon formé par invagination de l'hypoderme », qui donne un tube ramifié : la glande salivaire imaginale.

Les deux autres auteurs, par contre, n'ont observé que rarement une fragmentation des noyaux chez la prénympe, la destruction par phagocytose des glandes salivaires de *Calandra oryzae* L. ne se produisant généralement qu'à la fin de la nymphose, tandis que les glandes imaginaires naissent d'une prolifération de l'hypoderme sous-jacent.

Chez l'embryon de *Leptinotarsa decemlineata*, les deux tubes simples apparaissent très tôt, en même temps que les tubes de Malpighi.

C'est tout d'abord une invagination de l'angle formé par les ébauches de la mandibule et du maxillaire. Cette ébauche se multiplie si activement qu'au cinquième jour après la ponte

la glande salivaire est un long tube entouré de petites cellules pyriformes appendues côte à côte par un pédoncule. A l'éclosion, ces cellules ont doublé de volume ainsi que leurs noyaux. En outre, elles sont nettement entourées par une gaine conjonctive particulièrement visible lorsque, passant d'une cellule à l'autre sans en épouser les formes arrondies, elle franchit l'espace vide intercellulaire (fig. 36, A). Ce point est d'autant plus

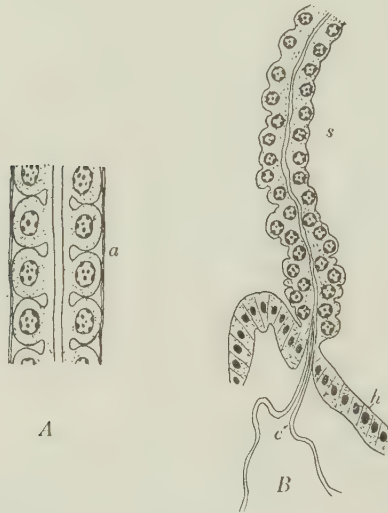


FIG. 36. — A : GLANDE SALIVAIRE D'UNE LARVE VENANT D'ÉCLORE
a : gaine conjonctive.

B : GLANDE SALIVAIRE A LA MUE NYMPHALE
h : hypoderme; c : chitine exuvée; s : glande salivaire.

important que la plupart des auteurs ont parlé de la destruction d'une « basale » et que L. LESPÉRON (1937) n'a pas trouvé de gaine conjonctive chez *Bombyx mori* L.

Les cellules sécrétrices grossissent très vite mais ne se multiplient plus. Serrées entre le canalicule central et la gaine périphérique, elles s'étalent et perdent de plus en plus leur forme sphérique, ayant ainsi des parois latérales communes toujours plus grandes.

La lumière centrale est circonscrite par un tube chitineux

qui s'en va à chaque mue. Autour de lui la sécrétion forme une aréole irrégulière hyaline.

Des vacuoles apparaissent dans le cytoplasme au moment où la larve, enfoncée dans le sol, commence à rétracter ses pattes. Dans certaines préparations ces vacuoles sont tellement allongées et à bords irréguliers que je me demande s'il n'y avait pas, en ces points, des cristaux dissous au cours des manipulations histologiques.

Si de semblables aspects, observés avant la mue nymphale, doivent vraisemblablement être interprétés comme un début de dégénérescence, il n'en n'est pas moins vrai que je suis très loin de constater la destruction des glandes salivaires lors de cette mue, comme POYARKOFF l'a fait sur la Galéruque.

Bien au contraire, il semble que ce soit cette mue qui, chez le Doryphore, donne le signal des transformations.

En effet, la mue entraînant le canal chitineux de la glande, il paraît en résulter un certain entraînement des cellules sécrétrices, qui viennent s'entasser contre l'hypoderme en bosselant la partie inférieure de la glande et en plissant abondamment la gaine (fig. 36, B). A partir de ce moment, le cytoplasme devient granuleux et la chromatine des noyaux se prend en masse, pâlit et se désagrège. Cet aspect de dégénérescence simple se poursuit longtemps en certains points de la longue glande larvaire mais, par contre, une active phagocytose se manifeste en bien d'autres points. Les leucocytes, qui, à ce stade, sont abondants partout semblent être particulièrement attirés vers les glandes salivaires. Ils rampent ou s'appliquent sur la gaine et, profitant d'une déchirure, s'introduisent à l'intérieur.

On les retrouve en plus ou moins grande abondance dans le cytoplasme des glandes sécrétrices. Ce sont, pour la plupart, des phagocytes qui se chargent de substances. Par-ci par-là on reconnaît quelques oenocytoïdes. Je n'ai jamais vu pénétrer un phagocyte déjà chargé de déchets. Les noyaux des cellules glandulaires sont de plus en plus pycnotiques. Le cytoplasme est de plus en plus pâle, granuleux et vacuolaire. Parfois il semble couler dans le cœlome par une déchirure de la gaine. Celle-ci reste longtemps visible ainsi que la zone hyaline et plus ou moins chitineuse qui entoure la lumière centrale.

Sur des nymphes de six jours il n'est pas rare de rencontrer des points où la glande est encore parfaitement reconnaissable quoique très histolysée (un fantôme de glande, si j'ose m'exprimer ainsi) tandis qu'en d'autres points la gaine, bourrée de phagocytes et de noyaux pycnotiques, présente plutôt l'aspect d'un sac de noix (fig. 37, *A* et *B*).

La destruction de la glande larvaire ne s'achève qu'aux premiers jours de la vie imaginale et toujours par phagocytose.

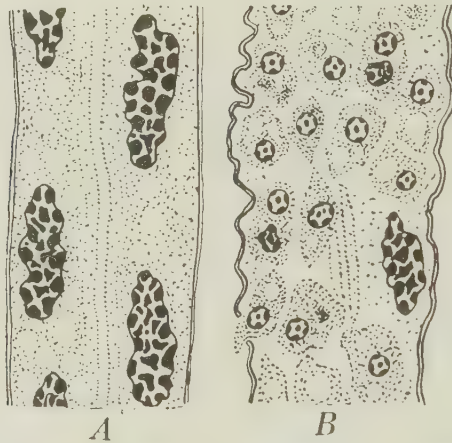


FIG. 37. — GLANDE SALIVAIRE LARVAIRE CHEZ UNE NYMPHE DE 6 JOURS
A : portion lysée; B : portion bourrée de leucocytes.

Ce n'est qu'au deuxième jour de la vie nymphale que des karyocinèses nombreuses apparaissent dans l'angle rentrant que fait l'hypoderme en arrière de l'abouchement de la glande larvaire. Dès le lendemain, un tube bordé de petites cellules en division constitue une ébauche nette de la glande salivaire imaginale. Toutefois il faut noter que les tubes restent courts et les cellules petites, de telle sorte que les deux glandes salivaires sont très difficiles à découvrir chez l'imago.

CHAPITRE IX

Organes génitaux.

L'apparition des cellules génitales au pôle postérieur de l'œuf et la formation de deux cordons génitaux dans le mésoderme splanchnique étant bien établies depuis les travaux de E.-G. BALBIANI (1885), W.-M. WHEELER (1889), K. HEIDER (1889) et A. LECAILLON (1898), confirmés tout récemment (1938) par O.-W. TIEGS et FL.-V. MURRAY, nous prendrons les organes au moment où ils sont individualisés.

Glandes génitales mâles. — Chez un embryon de six jours les testicules (fig. 38), au nombre de deux, sont déjà divisés

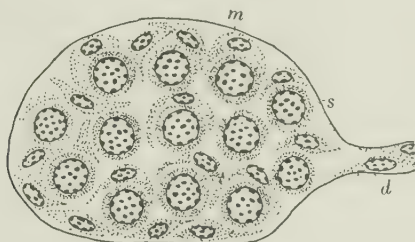


FIG. 38. — TESTICULE CHEZ UN EMBRYON DE 6 JOURS

d : cordon « déférent »; *s* : Spermatogonie primaire; *m* : cellule mésodermique.

en deux lobes reliés à l'ébauche génitale externe par un cordon plein qui deviendra ultérieurement le « Vasa deferentia » (*d*).

Dans chaque lobe nous trouvons quelques cellules volumineuses à noyaux particulièrement gros : les spermatogonies primaires (*s*), et des cellules mésodermiques intercalées entre les premières (*m*). Une mince capsule conjonctive entoure l'organe, envoyant vers le centre quelques cloisons incomplètes.

Dès le lendemain chacune des cellules mésodermiques, s'étalant sur la spermatogonie la plus voisine, l'enveloppe complètement. A partir de ce moment (qui est aussi celui de l'éclosion) des karyocinèses apparaissent ici ou là. Cette multiplication rend plus apparent l'englobement des éléments génitaux. La cellule conjonctive, dont le noyau est particulièrement large et plat, forme un véritable sac à paroi mince à l'intérieur duquel toute la descendance d'une spermatogonie primitive va évoluer.

Cette cellule constitue donc le « Cyste » dont l'origine et le rôle furent si discutés, de SUTTON (1900) qui la considère comme une sécrétion de la spermatogonie à L. HENNEGUY (1904) qui y voit une cellule conjonctive jouant un rôle nutritif, en passant par K. ZICK (1911) pour lequel ce ne serait qu'une spermatogonie modifiée. Au troisième âge les spermatogonies secondaires commencent à leur tour à se diviser en spermatocytes. Chaque lobe est devenu sphérique et les cloisons, en se développant, le divisent en « tubes séminifères » disposés autour de l'axe comme les carpelles à l'intérieur d'une orange. L'allongement de ces diverticules au cours du quatrième âge donne à l'ensemble du lobe un aspect plus aplati, comparable à celui d'un champignon dont le pied serait le pavillon du canal déférent, rempli de grosses cellules conjonctives, et la partie centrale du chapeau une masse de spermatogonies évoluant lentement dans leurs cellules cystiques. De cette masse centrale, au sein de laquelle il m'a toujours été impossible de déceler le moindre élément comparable à la cellule de VERNON, partent les travées bourrées de cystes. Les uns contiennent des spermatogonies, d'autres des cellules en voie de division mitotique, d'autres enfin des spermatocytes de premier ordre, voire même des figures de divisions réductionnelles, tous les éléments inclus dans la même cellule cystique étant rigoureusement au même stade. Au moment où la larve, enfoncée, rétracte ses pattes, nous trouvons beaucoup de spermatocytes, des mitoses réductionnelles, puis équationnelles. On y trouve même des cystes contenant des spermatides ou des spermatozoïdes en formation.

Sur une coupe perpendiculaire à l'axe du lobe et intéressant la partie supérieure de l'organe, on a la surprise de constater

que l'évolution des cellules sexuelles est d'autant plus avancée qu'on s'approche du fond du « tube », alors que c'est exactement l'inverse dans une coupe intéressant le plan inférieur.

Ceci n'est d'ailleurs contradictoire qu'en apparence car, sur une coupe perpendiculaire aux précédentes, nous pouvons voir que les cystes, partant de la zone centrale, suivent d'abord

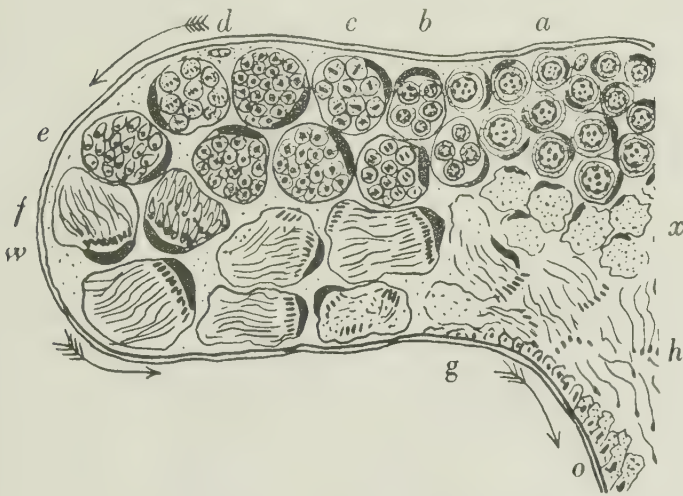


FIG. 39. -- TESTICULE D'IMAGO

a : spermatogonies de 1^{er} ordre; *b* : spermatogonies de 2^e ordre; *c* : 1^{re} division de maturation; *d* : deuxième division de maturation; *e* : spermatocytes; *f* : spermatozoïdes dans un cyste; *w* : noyau du cyste; *g* : cyste libérant les spermatozoïdes; *h* : spermatozoïdes libres; *o* : épithélium du pavillon; *x* : cellules muqueuses.

une marche centrifuge puis descendent dans le plan inférieur le long de la paroi arrondie qui constitue le fond de la travée pour revenir ensuite vers le pavillon (fig. 39).

Plus la nymphose s'avance et plus la maturité des cellules sexuelles s'accroît, de sorte qu'à partir de la mue imaginale l'évolution des gamètes mâles s'effectue complètement au cours de ce double trajet centrifuge puis centripète.

A la fin de la nymphose les cellules mésodermiques du pavillon subissent une sorte de fonte mucoïde ne laissant sur les parois

qu'un épithélium à hautes cellules muqueuses et, sous les spermatogonies centrales, une masse de grosses cellules semblables aux cystes mais bourrées de mucus. Les cystes mûrs viennent alors éclater dans le pavillon, libérant les spermatozoïdes.

Contrairement à ce qu'a vu DE BRUYNE (1899) sur *Tenebrio molitor*, je n'ai pu observer la pénétration d'aucun élément étranger (leucocytes ou autres) dans le testicule.

Conduits et appareils génitaux mâles. — Nous avons vu ci-dessus que chaque testicule était, dès la vie embryonnaire, relié par un cordon plein à l'ébauche génitale externe. Cette

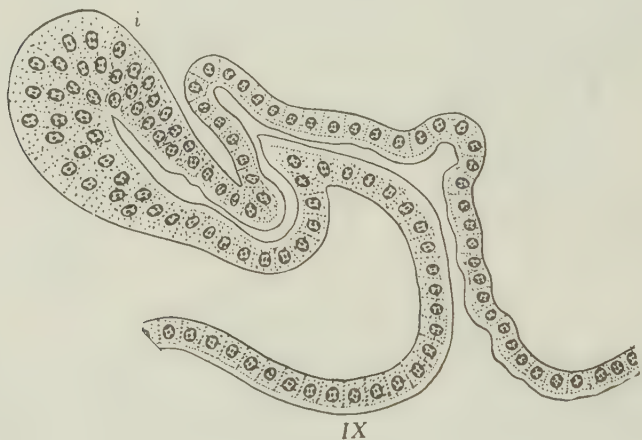


FIG. 40. — COUPE LONGITUDINALE DU 9^e STERNITE AËDOMINAL (mâle)

IX : neuvième sternite.

i : invagination de l'appareil génital.

ébauche, seul *disque imaginal* d'origine embryonnaire que l'on puisse découvrir chez le Doryphore, consiste en une invagination ampullaire de l'hypoderme du neuvième sternite (fig. 40). Trouvée par N. PATERSON (1930) sur la larve de *Paraphaedon tumidulus* Germ., cette ampoule est en rapport avec les cordons mésodermiques issus des testicules au niveau de ses angles latéro-antérieurs. (D'après FL.-V. MURRAY et O.-W. TIEGS

(1934) cette ampoule n'apparaîtrait qu'à la fin de la vie larvaire, chez *Calandra oryzae* L., grâce à la prolifération de deux disques imaginaux classiques siégeant sur les huitième et neuvième sternites et en rapport avec les cordons mésodermiques.)

Au début du quatrième âge, cette ampoule s'élargit pour loger deux bourgeons hypodermiques issus des parois latérales.

Au premier jour de la vie nymphale ces deux bourgeons, se réunissant tout d'abord sur la ligne médiane, côté ventral, s'allongent en formant une gouttière qui se referme progressivement.

Cette fermeture a pour résultat de constituer un canal hypodermique interne entouré d'un cylindre également hypodermique mais sensiblement plus grand. Le canal interne s'allonge rapidement vers l'avant, refoulant devant lui l'arrivée des deux canaux déferents mésodermiques, puis se bifurque, reportant latéralement de part et d'autre sa jonction avec chacun d'eux. *Celle-ci se fait au niveau d'une dilatation ampullaire terminale du canal ectodermique, aux dépens de laquelle se développe rapidement une longue glande annexe en tube*, alors que, d'après MURRAY et TIEGS (*op. cit.*), ampoule et glande annexe seraient mésodermiques chez *Calandra oryzae* L. Pendant ce temps, dans le cordon mésodermique primitif, les cellules sont devenues cylindriques et vacuolaires, tandis que quelques éléments dégénéraient. Il en résulte que le cordon plein devient un tube creux qui plonge dans l'ampoule du canal déferent ectodermique, à côté de la glande. Toute la partie ectodermique des canaux efférents se distingue à son revêtement cuticulaire interne.

Le canal déferent impair se renfle à sa partie moyenne en une « vésicule séminale » fortement musclée, puis s'amincit en un canal simple avant de pénétrer dans le manchon hypodermique qui s'est formé en même temps que lui dans l'ampoule génitale. Enfin il se chitïnise fortement pour former la partie terminale du canal éjaculateur : l'« endophallus ». Parallèlement, l'épithélium externe du manchon se chitïnise très fortement pour constituer l'appareil copulateur ou « aedeagus ». La paroi de l'ampoule devient très mince, formant autour de cet appareil copulateur une sorte de membrane souple tandis que se déve-

loppent, dans des replis des huitième et neuvième sternites, deux petites pièces chitineuses, le « tegmen » et l'« apodème aedeagal. »

Ce développement, qui aboutit à la formation des pièces décrites par SHARP et MUIR (1912) sur divers chrysomélides, correspond à ce que SINGH PRUTHI (1924) a pu observer sur *Tenebrio molitor*. J'ai dit, au chapitre de la morphologie externe, comment W. HARNISCH (1915) avait, à tort, assimilé l'apodème aedeagal et le tegmen des Chrysomélides à des segments qu'il croyait disparus. Je n'y reviens donc pas ici.

Glandes génitales femelles. — Chez l'embryon de six jours l'ovaire (fig. 41, A), fusiforme, se prolonge en avant par un grêle ligament suspenseur s'insérant au bord postérieur du mésotergum et, en arrière, par un cordon plein (o) venant se terminer par une petite ampoule au niveau du septième sternite (fig. 43). L'ovaire a alors un aspect histologique assez voisin de celui de la glande mâle : grosses cellules, qui sont ici des oogonies (fig. 41, A : s), et cellules mésodermiques (m), les unes et les autres commençant à se multiplier au cours du premier âge. Mais à l'approche de la première mue, les oogonies (fig. 41, B) viennent faire hernie à la surface antéro-externe, accompagnées de quelques cellules mésodermiques, constituant ainsi les ébauches des gaines ovigères. Chacune d'entre elles est entourée de la tunique conjonctive de l'organe et terminée par un ligament suspenseur issu du ligament primitif. Pour la plupart des auteurs, ces ligaments, constitués de cellules mésodermiques allongées, sont la continuation des ovarioles correspondantes. Toutefois E. KORSCHOLT (1886) signale qu'il existe entre le début du ligament et la chambre terminale une zone de transition dans laquelle les noyaux, au lieu d'être allongés dans le sens du cordon, sont disposés transversalement. De même, H. WIELOWIESJKI (1907) considère que, chez les Coléoptères, le ligament suspenseur est une formation indépendante de l'ovariole. Enfin K. GROSS (1900) et KOHLER (1907) montrent que la membrane basale de la gaine ovigère forme une calotte séparant le sommet de l'ovariole de la base du

ligament. Cette calotte conjonctive est bien visible chez le Doryphore à la fin de la vie nymphale et chez l'imago (fig. 41, C).

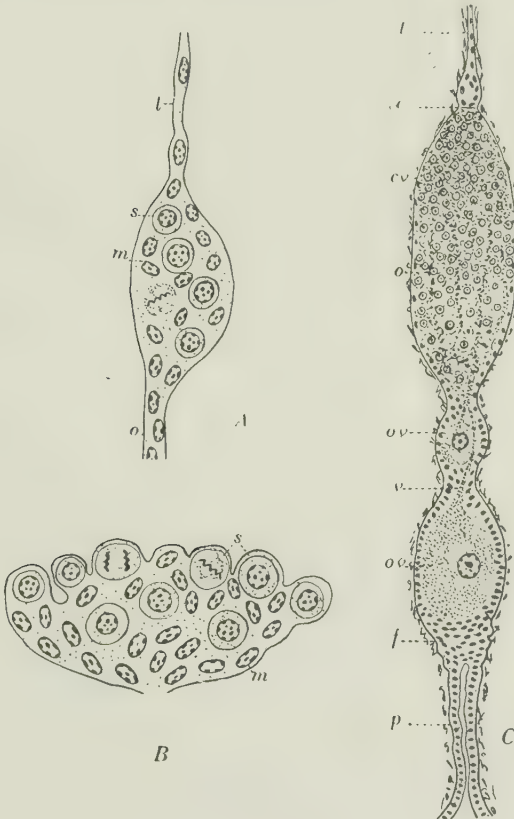


FIG. 41. — A : OVAIRE D'EMBRYON DE 7 JOURS

l : ligament suspenseur; *s* : cellules sexuelles; *m* : cellules mésodermiques;
o : cordon reliant l'ovaire au 7^e sternite abdominal.

B : OVAIRE A LA 1^{re} MUE

s : cellules sexuelles; *m* : cellules mésodermiques.

C : OVAIRE IMAGINAL

l : ligament suspenseur; *c* : cloison conjonctive; *cv* : cellules vitellogènes;
o : oogonies; *ov* : ovules; *v* : trainées de vitellus; *f* : cellules folliculaires;
p : pédicelle.

A ce moment les ligaments suspenseurs insérés près du vaisseau dorsal sur le phragma mésothoracique (fig. 42) forment à leurs extrémités ovariennes des épaissements pluricellulaires et

vacuolaires. Les ovarioles s'allongent et grossissent. Une coupe transversale de l'une d'elles, qui, à la première mue, ne présentait qu'une oogonie entourée d'une ou deux cellules mésodermiques, contient, à la fin du deuxième stade, deux ou trois cellules sexuelles dans le même champ, parfois en voie de division, et d'assez nombreuses cellules mésodermiques. Le processus se poursuit au cours du troisième âge. Toutefois, à ce stade, on remarque que les oogonies se sont surtout multipliées dans la partie antérieure de la gaine ovigère, et que les cellules mésodermiques se multiplient surtout entre les premières et le cordon qui donnera le calice et les pédicelles, quelques éléments mésodermiques intersticiels ou périphériques demeurant seuls dans la partie distale. Au quatrième âge, les oogonies se multiplient activement. Il n'est pas rare d'en trouver un

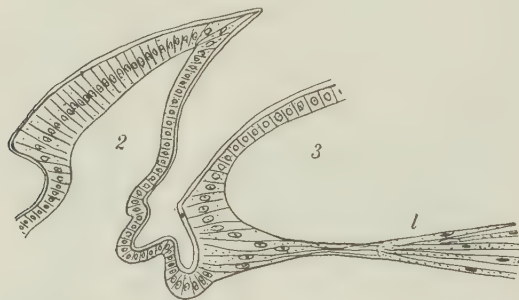


FIG. 42. — INSERTION DES LIGAMENTS SUSPENSEURS

2 : 2^e segment thoracique (*Scutellum*); 3 : 3^e segment thoracique (métathorax); 1 : ligaments suspenseurs.

grand nombre au même stade de division et, de ce fait, la partie de la gaine qu'elles occupent s'accroît encore, particulièrement en longueur. Cette zone, dite « Germarium », est suivie d'une autre, aussi longue mais plus grêle, où de nombreuses cellules mésodermiques forment un véritable feutrage jusqu'au niveau du calice qui, à ce moment, devient vide et se prolonge même vers les gaines par des diverticules dits « pédicelles ».

Au moment de la rétraction des pattes, toute la partie distale de la gaine est remplie d'un grand nombre d'oogonies, devenues polygonales par pressions réciproques. Cette masse de grosses

cellules est brusquement limitée en arrière par le feutrage des cellules mésodermiques. Vers les cinquième et sixième jours de la vie nymphale, les oogonies les plus voisines de ce feutrage se divisent à nouveau pour former des oocytes, tandis que les oogonies situées au-dessus deviennent des cellules vitellogènes. Ce n'est que quelques jours après la mue imaginale que le processus se poursuit (fig. 41, c). Un oocyte pénètre dans la partie centrale, peu dense, de la zone des cellules mésodermiques qui organisent autour de l'œuf qui va se développer un épithélium folliculaire classique. Cet œuf (*ov*), s'installant tout près du pédicelle (*p*), dont il est séparé par un bouchon dense de cellules folliculaires aplaties (*f*), va grossir en individualisant une chambre ovulaire de plus en plus grande, tapissée par un épithélium d'aspect d'abord stratifié, puis simple. Au-dessus vient se nicher un deuxième (*ov'*), puis un troisième œuf. Mais, en même temps que se fait cette ovulation, des phénomènes importants ont lieu dans le reste de la gaine. Au sommet, nous voyons les noyaux en karyolise plus ou moins avancée flotter dans une gelée cytoplasmique dense et ponceauphile. Plus bas, la gaine est remplie sur une bonne longueur par de grosses cellules vitellogènes (*cv*) aux noyaux volumineux et aux parois gonflées par un cytoplasme particulièrement ponceauphile, semblable à celui que nous avons trouvé, libre, au-dessus et que nous retrouvons d'ailleurs à ce niveau, filtrant entre les cellules. Ce vitellus, nous le voyons s'écoulant par tous les interstices péricellulaires, dans la zone inférieure des ovocytes au milieu desquels il constitue de grandes nappes. C'est de cette zone que partent les traînées qui descendent vers chacun des œufs inclus dans les follicules. Dans la zone germinative, beaucoup de cellules sexuelles semblent dégénérer. Il est probable que leur cytoplasme va rejoindre celui qui vient des cellules vitellogènes, car nous retrouvons dans ces nappes leurs noyaux en karyolise. Il semble cependant que les véritables cellules nourricières soient les cellules de la partie supérieure de la gaine.

Si l'on s'en rapporte aux types donnés dans l'ouvrage de R. E. SNODGRASS (1935), l'ovaire du Doryphore est donc du type dit : « acrotrophique ». Mes observations, quant aux rôles respectifs des cellules sexuelles et des cellules mésodermiques,

confirment les recherches de R. HEYMONS (1891) sur *Phyllo-dromia germanica* L., tandis que, pour E. KORSCHOLT (1886), K. HEIDER (1889) et H. R. WIELOWIEJSKI (1907), ovules, cellules vitellogènes et épithélium folliculaire seraient de même nature.

Conduits et appareils génitaux femelles. — Comme je l'ai dit ci-dessus, chaque ovaire se trouve relié à la face latérale du septième sternite abdominal par un cordon mésodermique (W. M. WHEELER, 1889). Chacun de ces cordons se termine par une petite ampoule appliquée contre l'hypoderme (fig. 43) et, durant toute la vie larvaire, il est impossible de trouver le moindre disque imaginal, la moindre invagination hypoder-

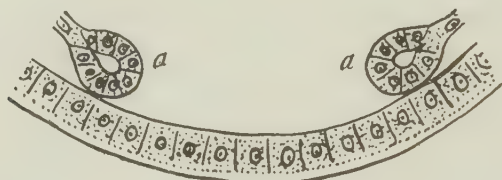


FIG. 43. — COUPE TRANSVERSALE DU SEPTIÈME STERNITE ABDOM.
a : ampoules terminales des oviductes mésodermiques.

mique en rapport avec l'appareil génital. N. PATERSON (1930) n'a pu, également, en trouver chez la larve femelle de *Paraphaeton tumidulus* Germ., mais il ne semble pas que ce soit général chez les Coléoptères puisque SINGH PRUTHI (1924) a vu chez la larve bien développée de *Tenebrio molitor* une ébauche de la spermathèque en rapport avec un gonopore existant sur le neuvième sternite abdominal et que MURRAY et TIEGS (*op. cit.*) observent un disque imaginal sur le neuvième sternite recevant les cordons issus des ovaires, chez *Calandra*.

D'après SINGH PRUTHI et N. PATERSON, la spermathèque apparaîtrait la première et un utérus se développant à partir du huitième sternite viendrait ensuite s'y ouvrir, se mettant ainsi en communication avec le gonopore. De même, la glande annexe naîtrait d'une constriction longitudinale de la dite spermathèque. Enfin N. PATERSON (1930) écrit que l'utérus, se bifur-

quant en avant, forme deux oviductes communiquant directement avec les ovaires. Pour MURRAY et TIEGS, au contraire, le vagin et l'oviducte se forment d'abord, puis la spermathèque et enfin la glande annexe.

Le développement des canaux génitaux femelles du Doryphore, quoique légèrement différent, me paraît se rapprocher davantage de ce qu'ont observé ces derniers auteurs. Seuls canaux génitaux durant la vie larvaire, les cordons mésodermiques s'organisent peu à peu. Au troisième âge, l'extrémité antérieure en rapport avec les ovarioles se creuse en calice à épithélium simple, tandis que l'ampoule postérieure présente une vacuole centrale.

Au quatrième âge, ces canaux deviennent creux de bout en bout. Au moment où la larve subit la rétraction des pattes, le bord antérieur du neuvième sternite se creuse en gouttière



FIG. 44. — COUPE LONGITUDINALE DE 9^e STERNITE D'UNE NYMPHE DE 2 JOURS (femelle)

a : ébauche de la spermathèque; *b* : de la glande annexe; *c* : de la poche copulatrice; *d* : de l'oviducte ectodermique; *e* : de l'oviducte mésodermique;

puis forme *simultanément* trois invaginations partant sensiblement du même point (fig. 44). L'une (*a*), s'élevant verticalement puis s'incurvant en avant, est l'ébauche de la sperma-

thèque; la seconde (c), se dirigeant horizontalement en avant, est l'ébauche du vagin; la troisième (d), située juste en dessous de la seconde, étant l'ébauche de l'oviducte médian. Progressant en avant par-dessus le huitième sternite, cet oviducte vient glisser entre les deux ampoules mésodermiques avec lesquelles il entre en contact étroit au moyen de deux cornes ampullaires. Dès la mue nymphale, les cornes latéro-terminales de l'invagination utérine s'allongent en divergeant, chacune refoulant devant elle l'ampoule et le canal mésodermiques. Mais jamais le canal ectodermique n'entre en rapport direct avec l'ovaire. L'oviducte mésodermique, reconnaissable à son épithélium cylindrique, très vacuolaire et non chitineux, se différencie toujours de l'oviducte ectodermique dont la cuticule est garnie de fines aiguilles fortement inclinées en arrière. De plus, une double cloison, formée des deux épithéliums appliqués dos à dos, persiste au point de jonction jusqu'à la mue imaginale.

Pendant ce temps l'invagination verticale, ayant donné un diverticule postérieur (b) qui devient la glande annexe, s'allonge et se recourbe en formant un canal d'abord de plus en plus étroit puis se dilatant brusquement en une véritable spermathèque.

Enfin la cloison entre le vagin et l'oviducte médian disparaît, constituant alors une vaste « poche copulatrice ».

CHAPITRE X

Corpora cardiaca et Corpora allata

En arrière de chacun des ganglions cérébroïdes et de part et d'autre de l'œsophage se trouve le *Corpus cardiacum*, petite masse allongée, irrégulière, à grand axe dirigé obliquement en bas et en arrière. Son extrémité antérieure reçoit un nerf issu du ganglion cérébroïde correspondant, tandis qu'un mince rameau du nerf maxillaire aboutit à son extrémité postérieure. Un prolongement antéro-externe du vaisseau dorsal se termine sur sa face interne, indépendante de l'œsophage. Enfin, la partie moyenne de son bord supérieur porte, au moyen d'un court pédoncule, un petit corps sphérique ou ovoïde, le *Corpus allatum*, en rapport étroit avec le tronc trachéen céphalique inférieur (fig. 45).

Corpora cardiaca. — Si l'on passe rapidement en revue les descriptions anatomiques, on peut se rendre compte que si les *Corpora cardiaca* de O. PFLUGFELDER (1937) ont été signalés par de nombreux auteurs sous différents noms : (ganglions accessoires de STRAUSS-DURKHEIM (1828), ganglions angéens de J. BRUNETEAU (1928), ganglions pharyngiens de B. DE LERMA (1933) et de J.-J. BOUNHIOL (1938), rares sont ceux qui ont pu observer une deuxième commissure nerveuse : STRAUSS-DURKHEIM (*op. cit.*), NEWPORT (1837), L. BLANC (1899) et O. PFLUGFELDER (*op. cit.*).

Leur structure et leur fonction donnent également lieu à discussion. Pour A. NABERT (1913), les « ganglions pharyngiens sont constitués d'une masse filamenteuse entourée de cellules ganglionnaires et de cellules à petits noyaux formant surtout le pédoncule du *Corpus allatum*.

Cet auteur n'a trouvé aucun rapport entre les ganglions pharyngiens et l'aorte, mais reconnaît que leur forme bosselée

n'a rien de comparable à la forme régulière du ganglion pharyngien impair.

B. DE LERMA (*op. cit.*), y trouvant des cellules sécrétrices, en fait une glande à sécrétion interne. O. PFLUGFELDER (*op. cit.*) décrit la formation des *Corpora cardiaca* à partir des parois dorso-latérales du stomodæum. Il y distingue à la fois des cellules ganglionnaires et des cellules sécrétrices remplies de grains osmophiles. Il note une étroite relation entre les *Corpora cardiaca* et le vaisseau dorsal. B. SCHARRER et E. HADORN (1933), étudiant l'anneau de Weismann des *Drosophiles*,

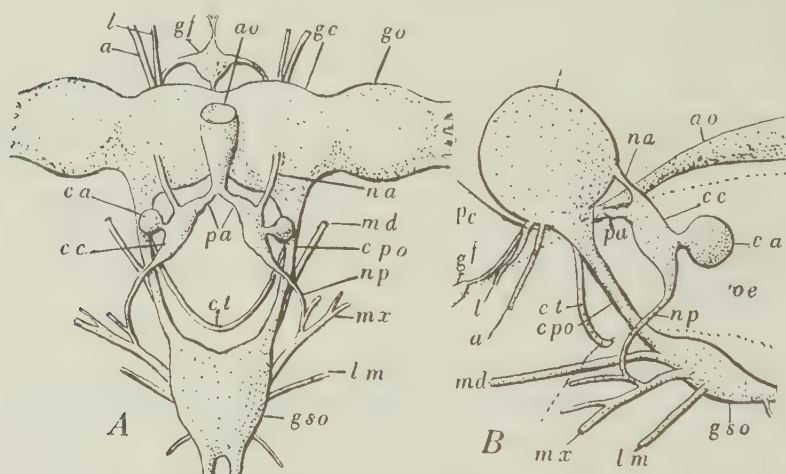


FIG. 45. — ANATOMIE DES *CORPORA ALLATA* ET *CORPORA CARDIACA*
A : Vue dorsale, aorte relevée; B : Vue latérale gauche.

gc : ganglion cérébroïde; gf : ganglion frontal; go : ganglion optique; gso : ganglion sous-œsophagien; ao : aorte; pa : prolongements latéraux de l'aorte; na : nerf antérieur du *Corpus cardiacum*; cc : *Corpus cardiacum*; np : nerf postérieur du *Corpus cardiacum*; ca : *Corpus allatum*; ct : commissure transverse; cpo : commissure périœsophagienne; a : nerf antennaire; l : nerf du labre; lm : nerf du labium; md : nerf de la mandibule; mx : nerf de la mâchoire; pc : prolongement antérieur du cœur; oe : (lignes en pointillé) emplacement de l'œsophage et du pharynx.

montrent que cet organe représente à la fois les *Corpora allata* et les *Corpora cardiaca*. Ils distinguent, en effet, une zone importante constituée de grosses cellules à cytoplasme basophile et granuleux, souvent vacuolaire, et une portion centrale occupée

par de petites cellules mélangées à des fibrilles musculaires. Cette zone est en rapport direct avec le vaisseau dorsal. Les auteurs notent que la croissance de l'organe est due surtout à l'augmentation de volume des cellules, les mitoses y étant rares. E. T. BURTT (1937), étudiant également « l'anneau de Weismann », indique que son revêtement conjonctif se continue avec celui de l'aorte. Dans l'organe il trouve : 1° de grosses cellules à limites indistinctes, souvent vacuolaires et paraissant sécrétrices; 2° quelques cellules nerveuses, et 3° de petites cellules imaginaires groupées autour des trachées. L'auteur observe que ces dernières grandissent au début des phénomènes de la métamorphose et que, douze heures avant la mue nymphale, l'organe présente de grosses lacunes dues à la confluence de petites vacuoles existant antérieurement.

Je n'ai pu, jusqu'à présent, préciser l'origine embryonnaire des *Corpora cardiaca* du Doryphore; mais ils sont constitués d'un tel mélange de cellules nerveuses et d'éléments sécréteurs (amassant parfois des quantités notables d'un suc doré qui n'est peut-être pas sans rapport avec la couleur du sang), mélangés à des fibres nerveuses, des fibres élastiques et des fibrilles musculaires, que leur origine ne peut être que mixte. Comme l'a vu O. PFLUGFELDER sur *Dixippus morosus* Por. et contrairement à ce que A. NABERT a observé sur divers Chrysomélides, les rapports entre les *Corpora cardiaca* et le vaisseau dorsal sont constants au point qu'on ne peut arracher l'un sans l'autre. Les travaux de SCHARRER et HADORN ainsi que de PFLUGFELDER d'une part, la similitude des figures 105, pl. 25 et 116, pl 26 du mémoire de O.-W. TIEGS et Fl.-V. MURRAY (1938) avec la disposition des *Corpora cardiaca* chez le Doryphore me font penser que ces derniers auteurs ont pris ces organes pour les *Corpora allata*. En conséquence il faudrait tenir comme vraisemblable la formation des *Corpora cardiaca* à partir de la paroi ventrale du sac coelomique antennaire qui forme également l'extrémité antérieure du vaisseau dorsal.

Corpora allata. — Considérés comme d'origine mésodermique par W. M. WHEELER (1889) et H. STRINDBERG (1913), endodermiques pour MIALl et HAMMOND (1900), NUSBAUM (1906)

et FULINSKI (1909), les *Corpora allata* paraissent bien de nature ectodermique depuis les travaux de M. Fr. MEINERT (1860), R. HEYMONS (1895), J. CARRIERE et O. BURGER (1897), A. NABERT (*op. cit.*). Pour ces auteurs leur origine serait un diverticule du repli mandibulo-maxillaire entraîné en arrière du cerveau. N'ayant pu l'observer j'ai eu, par contre, l'impression, qui demande vérification, que *l'éphémère invagination* trachéenne prothoracique pourrait jouer un rôle important dans la formation des *Corpora allata*.

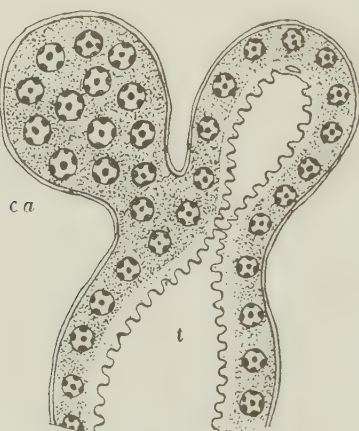


FIG. 46. — RAPPORT DU *CORPUS ALLATUM* AVEC LE SYSTÈME TRACHÉEN
ca : *Corpus allatum*; *t* : tronc trachéen.

Les rapports entre eux et les troncs trachéens sont toujours très étroits; NABERT l'avait noté et je possède un certain nombre de préparations dans lesquelles on peut voir la séreuse du tronc trachéen faire le tour du *Corpus allatum* (fig. 46).

Si l'on tient compte du fait que les invaginations trachéennes s'enfoncent obliquement en avant chez l'embryon du Doryphore, on peut se demander si le *Corpus allatum* n'est pas un vestige de l'anastomose entre le tronc prothoracique et la branche antérieure du tronc mésothoracique?

Autant l'aspect histologique des *Corpora cardiaca* est complexe, autant celui des *Corpora allata* est simple (fig. 47). R. HEYMONS (*op. cit.*) décrit chez les Dermaptères et les Orthoptères

une couche simple de grandes cellules entourant une zone centrale de lames concentriques. De même, R. DE SINÉTY (1901) trouve chez les Phasmes des *Corpora allata* ayant une couche de cellules autour d'une vacuole centrale. A. NABERT (*op. cit.*) sur des Chrysomélides, observe que les *Corpora allata*, entourés d'une lame conjonctive nette, sont constitués de nombreux et grands noyaux, les limites cellulaires étant peu ou pas visibles.

L'auteur note que ces cellules se multiplient activement, avec la croissance générale de l'insecte. Il pense que ce sont des glandes à sécrétion interne, en raison de la présence de vacuoles et de la richesse en chromatine des noyaux. H. ITO (1913) écrit que les *Corpora allata* du Ver à soie grossissent fortement et changent de forme au cours de la métamorphose. Chez l'imago le cytoplasme présente des vacuoles à contenu granuleux et les noyaux paraissent subir une chromatolyse. L'auteur conclut également à la sécrétion interne.

B. DE LERMA (1933) montre à son tour que les *Corpora allata* de Dytique et d'Hydrophile n'ont rien de comparable aux ganglions viscéraux mais correspondent aux organes à sécrétion interne. V. B. WIGGLESWORTH (1934) étudiant la mue chez *Rhodnius prolixus*, note qu'après le repas les cellules du *Corpus allatum* ont un contour net, un cytoplasme homogène et paraissent gonflées. Avant et après cette période, au contraire les cellules laissent apparaître entre elles des espaces vacuolaires. « Durant la mue de la nymphe du cinquième stade, il n'y a pas de multiplication cellulaire ni de croissance de l'organe. Par contre la mue du quatrième âge déclenche de nombreuses mitoses durant les cinq jours suivants, les jeunes cellules ne présentent pas le gonflement éosinophile précédemment observé ». Des expériences faites par cet auteur il découle que l'organe sécrète une hormone provoquant la mue. O. PFLUGFELDER (1937) a suivi minutieusement le développement embryonnaire et post-embryonnaire des *Corpora allata* de *Dixippus morosus* Br. Il montre qu'ils doublent de volume à chacun des stades larvaires, grâce à de nombreuses mitoses.

Cette croissance ne se ralentit qu'au cinquième stade pour reprendre au sixième, avant la mue imaginale. Les karyocinèses

n'apparaissent que 24 heures après chaque mue et la crise mitotique dure cinq jours.

Aussitôt après commence une phase de sécrétion, caractérisée par l'apparition de vacuoles remplies de granulations osmiophiles.

PFLUGFELDER a même observé cet aspect sécrétoire dans l'œuf, alors que les *Corpora allata* sont encore en rapport direct avec l'hypoderme. Pour cet auteur cette sécrétion précoce serait à l'origine de la lumière centrale de l'organe. Cette vacuole centrale s'entoure d'une membrane bientôt entourée elle-même d'une nouvelle série de vacuoles qui se délimitent à leur tour par une membrane externe. Il se forme ainsi, au centre du *Corpus allatum* une série de membranes concentriques qui finissent par s'unir et former des alvéoles dans lesquelles on retrouve des cellules. L'auteur conclut à une sécrétion interne en rapport avec les mues.

Chez la larve du Doryphore à peine sortie de l'œuf, le *Corpus allatum* mesure environ 28 μ de long sur 16 de large, chiffres pris comme les suivants, sur les organes de dimensions moyennes.

Une coupe longitudinale médiane montre un tissu homogène, dense, sans limites cellulaires bien nettes, avec 8 à 10 noyaux ovoïdes de tailles sensiblement égales (4 μ de long sur 3 de large). Le tout entouré d'une mince gaine conjonctive.

Trois jours après le *Corpus allatum* mesure en moyenne, 32 μ de long sur 24 de large, et on compte 13 noyaux sur la coupe. Au 2^e âge 40 μ sur 35 avec 24 noyaux.

Au début du 4^e âge le *Corpus allatum* atteint 50 μ de long sur 38 et nous pouvons dénombrer une trentaine de noyaux dans un cytoplasme toujours dense et homogène.

Au moment où la larve s'enfonce dans le sol pour subir la crise nymphale, il mesure 65 μ de long sur 45 de large et compte toujours une trentaine de noyaux. Toutefois le cytoplasme est moins dense, des limites cellulaires commencent à être visibles et quelques petites vacuoles apparaissent même de place en place.

Lorsque la larve, ayant rétracté ses pattes et subi la mue intestinale, décolle sa cuticule larvaire, le *Corpus allatum*, de

taille sensiblement égale à celle qui vient d'être indiquée, se met à présenter des mitoses et des noyaux de tailles inégales (de $4\ \mu$ de long à $12\ \mu$).

En même temps, le cytoplasme semble se condenser autour des noyaux, rendant plus visibles les contours cellulaires. La mue nymphale étant faite, le *Corpus allatum* atteint en quelques heures $90\ \mu$ de long sur 60 de large. Mitoses et gros noyaux s'y retrouvent, ces derniers particulièrement nombreux. A

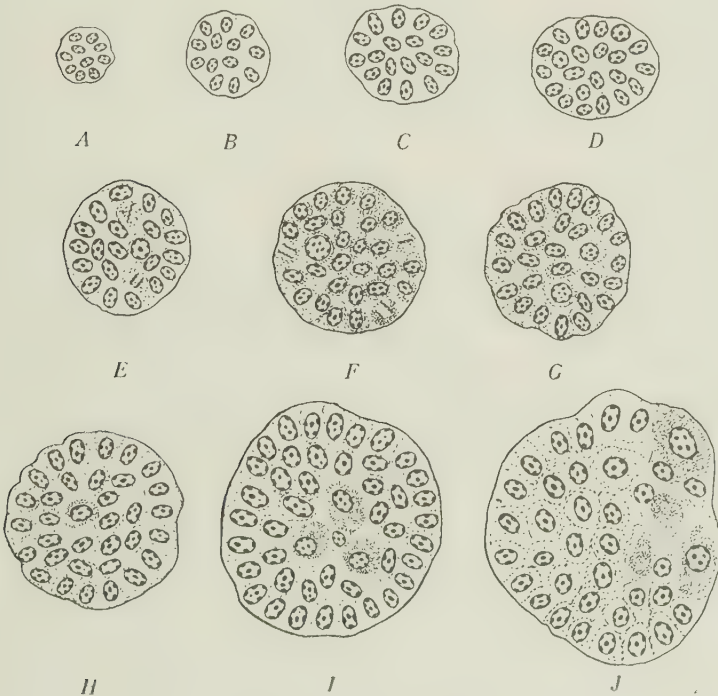


FIG. 47. — ÉVOLUTION DES *CORPORA ALLATA*

A : larve du 1^{er} âge; B : larve du 2^e âge; C : larve du 4^e âge (début); D : larve du 4^e âge (enfoncée); E : mue nymphale; F : nymphe de 24 heures; G : nymphe de 3 jours; H : nymphe de 5 jours; I : nymphe de 7 jours; J : imago.

partir de ce moment le *Corpus allatum* n'augmente plus de volume. Chez la nymphe de deux jours on y relève encore quelques karyocinèses. Les cellules, très nombreuses, ont des

contours bien nets, grossièrement ovoïdes, ce qui ménage de nombreux espaces inter-cellulaires.

Plus tard les mitoses deviennent de plus en plus rares mais l'inégalité de taille subsiste.

A la fin de la nymphose (6^e et 7^e jour) certaines cellules semblent s'hypertrophier légèrement. Leur cytoplasme devient granuleux et une vacuole apparaît à une extrémité.

Chez l'imago ces vacuoles se sont considérablement agrandies, repoussant le noyau à la périphérie. Elles contiennent une substance finement granuleuse qui a l'aspect d'une sécrétion. Tout autour de nombreuses cellules ont gardé l'aspect normal. Cette évolution, schématisée dans la figure 50, me fait penser que les *Corpora allata* doivent jouer un rôle dans la vie imaginale (sécrétion interne) puisque, loin de s'atrophier, *ils ne se développent activement et ne prennent un aspect sécréteur qu'après le déclenchement de la nymphose*. Ayant eu l'occasion de faire, sur la chenille de *Bombyx mori* L. quelques expériences confirmant celles de J.-J. BOUHNOL (1938) je pense, contrairement à E. T. BURTT (1938) que la sécrétion des *Corpora allata* n'est pas nécessaire pour le déclenchement de la nymphose. D'autre part la castration n'apportant aucune modification histologique des *Corpora allata* du Doryphore, l'expérience inverse de J.-J. BOUHNOL se trouve également vérifiée.

Le problème des *Corpora allata* reste donc à peu près entier.

CHAPITRE XI

Appareil circulatoire.

Pour O.-W. TIEGS et Fl.-V. MURRAY (1938) le vaisseau dorsal de *Calandra oryzae* L. nait de l'union des parois dorso-latérales de sacs coelomiques que je n'ai pu distinguer chez le Doryphore.

J'ai pu, par contre, observer l'organisation des cardioblastes telle que W. M. WHEELER (1889) et A. LECAILLON (1898) l'ont décrite.

La plupart des auteurs qui ont étudié les phénomènes de la métamorphose sont muets sur le chapitre de l'appareil circulatoire, soit qu'ils n'aient pas eu le temps matériel de l'étudier, soit que, n'y ayant observé aucun changement, ils aient jugé inutile de le noter. Les avis sur ce sujet, quoique rares, sont assez partagés :

A. WEISMANN (1864) décrit la dégénérescence du vaisseau dorsal des Muscides, puis son histogénèse à partir des « kornchenkugeln ».

A. KOWALEWSKI (1885) n'a vu aucun changement important et, sur ses planches, le vaisseau dorsal est toujours parfaitement reconnaissable. B. LOWNE (1890) considère que cet organe ne subit aucun changement tandis que J. ANGLAS (1902) et A. VANEY (1902) n'observent que des modifications très minimes (disparition de la striation pour le premier chez les Vespides, épaississement et apparition de petits noyaux dans la partie antérieure chez *Gastrophilus*, pour le second).

O.-W. TIEGS (1922), observant la métamorphose de *Nasonia*, voit les cellules cardiaques subir une dégénérescence granuleuse dès le début des phénomènes de métamorphose (défécation), le vaisseau dorsal étant ensuite régénéré grâce à des cellules embryonnaires éparses dans les parois du cœur ainsi qu'à des éléments issus d'une masse de cellules préexistant sous cet organe.

Enfin, E. BATAILLON (1893) sur *Bombyx mori*, L. TERRE (1898) sur *Lina populi* (chrysomélide) et J.-H. GÉROULD (1929) sur *Bombyx*, ont pu étudier les battements cardiaques au cours de la nymphose, ce qui sous-entend évidemment une certaine intégrité de l'organe.

Mais avant d'étudier l'évolution du vaisseau dorsal au cours de la nymphose, il convient de mettre rapidement au point la question de l'anatomie de cet organe.

Pour ne point charger inutilement ce texte par une bibliographie complète de la question je me contenterai de rappeler ici les travaux de STRAUSS-DURCHKEIM (1828) et de V. GRABER (1873) sur le Hanneton, d'E. OBERLÉ (1912); F. BROCHER (1916) et W. KUHL (1924) sur le Dytique qui décrivent, chez l'imago, une paire d'ostioles et une paire de muscles aliformes par segment abdominal, le vaisseau dorsal se courbant ensuite pour passer sous les muscles du vol.

A partir de ce point le vaisseau devient l'aorte, dépourvue d'ostioles d'après les premiers, dotée au contraire d'appareils pulsatiles d'après les derniers. Pour la plupart des auteurs l'aorte se termine en arrière ou contre les ganglions cérébroïdes, mais KUHL (*op. cit.*) décrit une lacune terminale en rapport avec le labre et le clypeus qu'il faut peut-être rapprocher des organes pulsatiles antennaires décrits par L. CUENOT (1895) chez *Periplaneta*. PAYNE (1916) sur *Telephorus* et N. PATERSON (1930) chez *Paraphaedon tumidulus*, par contre, n'ont pu voir les ostioles, tout en reconnaissant l'existence d'une paire de muscles aliformes par segment abdominal.

La seule étude de l'appareil circulatoire du Doryphore que je connaisse est celle de J. BRUNETEAU (1928). Pour cet auteur le cœur de l'imago ne présenterait que trois paires d'ostioles siégeant sur des retrécissements délimitant quatre « chambres » au niveau de chacune desquelles se trouverait une paire de muscles aliformes envahis par les trachéoles et les lobules graisseux. L'aorte qui lui fait suite se courberait pour passer sous les muscles du vol et se terminerait sous les ganglions cérébroïdes.

S'insérant sur la partie antérieure du 8^e tergite abdominal par des fibres élastiques disposées en éventail, le cœur du

Doryphore débute en cul-de-sac sous le 7^e tergite, passe presque aussitôt sous l'anastomose en X des trachées dorsales de ce segment, puis, épousant la courbure abdominale dorsale, s'en va vers le thorax en s'élargissant progressivement, sans présenter d'étranglements sensibles.

De section circulaire, le cœur présente de chaque côté, entre l'anastomose trachéenne dorsale et le bord antérieur de chaque segment, une très large entaille dont les « lèvres » invaginées dans le tube présentent le même aspect que la paroi propre du cœur. Ce sont ces lèvres qui fonctionnent à la fois comme « clapet » de l'ostiole et comme « valvule » du cœur. A vrai dire ces fonctions paraissent fort incomplètement remplies. Lorsqu'on injecte un peu d'encre de Chine dans le cœur on peut, en effet, suivre par transparence ses flux et reflux successifs. Le flux systolique l'emportant sur le reflux diastolique, l'encre de Chine est peu à peu entraînée vers l'avant, mais nous comprenons pourquoi, malgré les dimensions relativement considérables du cœur et la force de ses battements, on ne peut parler de « torrent circulatoire » chez les insectes.

Les muscles aliformes sont également au nombre de sept paires (une par segment). Insérés au niveau du bord externe du muscle longitudinal latéro-tergal, ils viennent en divergeant se joindre sous le cœur, formant un diaphragme incomplet. Ces muscles aliformes sont mélangés à de nombreuses fibres sur lesquelles je vais revenir tout à l'heure, enserrant dans leurs mailles, non des cellules adipeuses, mais des cellules péricardiales.

Continuant la courbure générale du corps le vaisseau dorsal, diminuant progressivement de calibre, s'engage, non sous les muscles du vol, mais bien entre eux. L'aorte arrive ainsi sous la capsule céphalique. Sa paroi supérieure, passant sous la commissure des ganglions cérébroïdes va s'étaler en une mince membrane conjonctive contre les pièces frontales tandis que les parois latérales entrent, en arrière du cerveau, en rapport étroit avec les *Corpora cardiaca* et que la paroi inférieure s'insère sur l'œsophage.

Au cours de la nymphose le vaisseau dorsal continue à fonctionner mais n'en subit pas moins quelques modifications. Le télescopage

des 9^e et 8^e segments abdominaux sous le 7^e ne provoque qu'une légère diminution de longueur du cœur puisqu'il ne débutait déjà, chez la larve, que sous le 7^e tergite et que le retrait en avant de ses insertions est compensé par un raccourcissement des ligaments correspondants.

Dans le métathorax je n'ai pu déceler la formation d'un organe pulsatile tel que BROCHER (*op. cit.*) en a décrit un chez le Dytique, mais j'y ai cependant noté une modification qui présente, me semble-t-il, un certain intérêt.

Rares sont les auteurs qui, avec V. GRABER (*op. cit.*) et A.-Ch. HOLLANDE (1921) décrivent trois couches de tissu cardiaque : intima, muscularis et *adventicia*.

Or, si chez la larve ainsi que chez l'imago, nous ne pouvons distinguer qu'une seule et mince couche de cellules à grand noyau et à fibrilles musculaires circulaires, doublée extérieurement d'une couche de fibres conjonctivo-élastiques sur lesquelles je reviendrai bientôt, il n'en n'est pas moins vrai que, chez la jeune nymphe, une membrane interne extrêmement mince, sur laquelle on ne peut trouver que de très rares noyaux, s'écarte légèrement de la *muscularis* durant tout le parcours

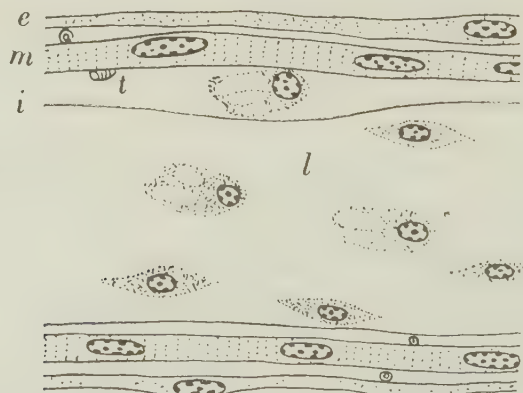


FIG. 48. — VAISSEAU DORSAL, PORTION MÉTATHORACIQUE D'UNE NYMPHE
e : tissu élastique; i : intima; l : leucocytes; m : tissu musculaire; t : trachéole.

de l'aorte à travers le métathorax (fig. 48). J'ai cru, tout d'abord, à un artifice de préparation; mais la présence de quelques trachées, de filets nerveux et de leucocytes entre cette membrane

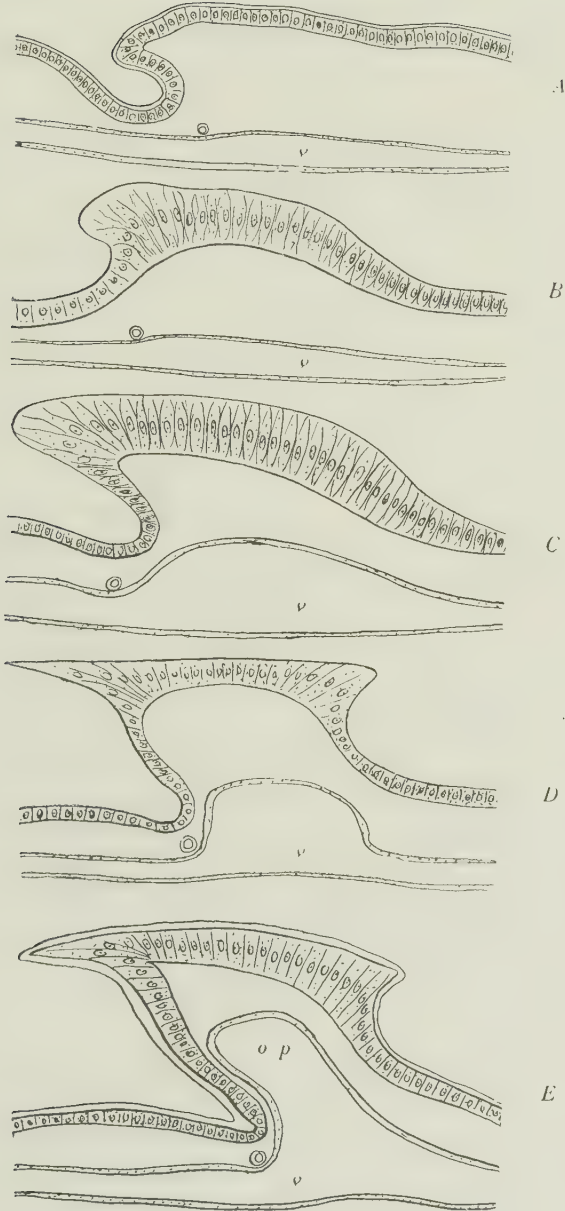


FIG. 49. — FORMATION DE L'ORGANE DE BROCHER

A : larve; B : nymphe de 24 heures; C : nymphe de 2 jours; D : nymphe de 4 jours; E : nymphe de 7 jours.

v : vaisseau dorsal; *op* : organe pulsatile.

et la *muscularis* exclut l'hypothèse d'un décollement artificiel. Doit-on en conclure que cette lame interne existe sur toute la longueur du vaisseau dorsal? J'aurais tendance à le faire, constatant que la limitante interne a partout une certaine épaisseur? J'attends cependant d'avoir d'autres éléments en mains pour me faire une opinion définitive.

Mais la modification la plus importante est, sans conteste, celle qui aboutit à la formation d'un organe pulsatile mésothoracique, tel qu'en a décrit BROCHER (*op. cit.*).

Cette modification considérable et strictement locale est en rapport avec la formation de l'écusson au dépens du mésotergum.

La larve du *Leptinotarsa decemlineata* a une segmentation primitive qui se transforme, au cours de la nymphose, en une segmentation secondaire.

L'articulation larvaire méso-métathoracique devenant un phragma rigide c'est un peu plus en avant que le tergum ou « notum » mésothoracique commence à se « luxer » en haut et à glisser en arrière au-dessus du « postnotum » pour former l'écusson ou « scutellum ». Les fibres conjonctivo-élastiques qui fixent l'aorte à l'hypoderme sus-jacent exercent de ce fait une traction sur la paroi dorsale du vaisseau qui « suit le mouvement » et forme peu à peu un diverticule pénétrant profondément dans la base du scutellum (fig. 49).

On peut facilement le voir battre par transparence soit à travers la facette supérieure, soit à travers le pédoncule quand on a enlevé les élytres et qu'on maintient l'animal de profil sous le microscope. Cet organe pulsatile est uni à l'hypoderme supérieur ainsi qu'aux faces latérales par des tractus élastiques. Les adhérences latérales le distendent de chaque côté de telle sorte qu'il est sensiblement plus large aux deux tiers de sa hauteur qu'à sa base. Quoique n'ayant pu encore les voir fonctionner j'ai pu déceler histologiquement une petite ostiole à la pointe de chacune de ces expansions latérales [mais aucune glande annexe semblable à celles qu'ont décrites A. D. WHEEDON (1938) chez les Odonates]. Ayant, en outre, reconnu l'existence d'un canal dans le bord postérieur du mésotergum, aboutissant à l'alula de l'élytre, et ayant trouvé des leucocytes sur tout

le trajet, je suis amené à penser que c'est bien un organe pulsatile de BROCHER que j'ai vu apparaître au cours de la nymphose.

La description du vaisseau dorsal ne serait pas complète si on ne la faisait suivre de quelques lignes sur les fibres qui constituent à la fois les « ligaments », l'adventice du cœur et le « filet suspenseur » des cellules péricardiales.

Nous avons vu, en effet, que l'adventice cardiaque était constituée par un tissu conjonctivo-élastique. Nous y trouvons tout à la fois du tissu conjonctif, colorable en vert par notre technique générale, et des fibres qui, outre cette colorabilité, ont, *in vivo*, une électivité toute spéciale pour le carminate d'ammoniaque. Nous trouvons bien quelques-unes de ces fibres sur le tube digestif et sur les organes génitaux, mais jamais en aussi grand nombre que sur le vaisseau dorsal où elles forment un feutrage périphérique et de nombreux ligaments suspenseurs allant se fixer sur l'hypoderme ou sur le diaphragme en renforçant les muscles aliformes.

Prises par WEISMANN (1864) pour des replis du sarcolemme, par LOWNE (1890) pour des filets nerveux, par MASSONAT (1909) pour des prolongements des cellules péricardiales, elles ne furent véritablement identifiées que par Ch. PÉREZ (1908) et parfaitement décrites par A. Ch. HOLLANDE (*op. cit.*). Cet auteur a signalé la présence de noyaux le long de ces fibres. Difficiles à voir en temps ordinaire, ces noyaux deviennent parfaitement nets au cours de la nymphose.

Ces fibres absorbent très rapidement le carminate d'ammoniaque et semblent le transmettre peu à peu aux cellules péricardiales avec lesquelles elles ont des rapports extrêmement étroits.

CHAPITRE XII

Cellules péricardiales.

Découvertes par F. LEYDIG (1885) et bien étudiées par V. GRABER (1873), les cellules péricardiales ont donné lieu à de multiples recherches d'ordre histologique et physiologique dont on trouvera le détail dans l'important travail de A.-Ch. HOLLANDE (1921).

D'origine mésodermique (R. HEYMONS, 1895) les cellules péricardiales du Doryphore sont déjà bien individualisées chez l'embryon de six jours. Disposées sur le diaphragme, de part et d'autre du cœur, elles sont alors polymorphes et de petites dimensions (6 à 8 μ).

Avant l'éclosion, le Doryphore présente déjà des éléments plus volumineux (12 μ) et plurinucléés, alors que les jeunes chenilles de *Vanessa urticae* L. et d'*Yponomeuta evonymella* L. ne présentent encore que des cellules à un noyau (A.-Ch. HOLLANDE).

Durant toute la vie larvaire les cellules péricardiales grossissent. Des vacuoles, apparues dès l'éclosion, deviennent de plus en plus nombreuses et de plus en plus grosses. Au deuxième âge des canaux, vraisemblablement analogues aux cônes périphériques d'absorption de Hollande, se dessinent en plein cytoplasme, de la périphérie vers le centre. Beaucoup de cellules sont bi ou trinuéées et un certain nombre de celles qui ne présentent qu'un noyau dans la coupe examinée en ont un autre dans la coupe suivante. Certains éléments particulièrement allongés dans le sens transversal présentent cinq à six noyaux sans qu'on puisse déceler la moindre membrane, tandis que ces dernières sont parfaitement visibles ailleurs.

S'agit-il de deux choses différentes : une cellule plurinucléée d'une part, une file de cellules accolées mais bien individualisées d'autre part ? Ou bien sommes-nous en présence de deux stades

différents d'un même processus? Je ne saurais le dire actuellement.

Nous noterons donc seulement que ces deux aspects se retrouvent à tous les stades et qu'ils semblent se rapprocher des figures analogues observées par A.-Ch. HOLLANDE chez *Timarcha tenebricosa* F. Malgré de nombreux examens il ne m'a pas été permis de repérer la moindre karyocinèse dans les cellules péricardiales, au cours de la vie larvaire. Aussi aurais-je tendance à penser que ces éléments suivent le développement de la larve beaucoup plus par accroissement de leurs dimensions que par multiplication si A.-Ch. HOLLANDE n'avait, au contraire, signalé des karyocinèses à ce moment des mues et si je ne savais par expérience combien on peut passer à côté d'un phénomène rapide comme celui-là.

Comme A.-Ch. HOLLANDE (*op. cit.*), Fl.-V. MURRAY et O.-W. TIEGS (1934) l'ont signalé, des corpuscules albuminoïdes apparaissent dans les cellules péricardiales, à l'approche de la nymphose, tant et si bien que lorsque celle-ci survient il devient difficile de distinguer ces éléments des cellules adipeuses voisines.

Peu d'auteurs ont suivi l'évolution des cellules péricardiales au cours de la nymphose. A. KOWALEWSKY (1886) les voit persister alors que B. LOWNE (1890) en observe l'histolyse, certaines cellules formant cependant les muscles aliformes (!). A. VANEY (1902) ne note aucun changement au cours de la nymphose de *Simulia* et de *Chironomus*. Chez *Gastrophilus* il observe quelques phagocytoses mais écrit que « la plus grande partie restent en place. Certaines d'entre elles, présentant alors deux noyaux, semblent être en voie de multiplication ». D. KEILIN (1924) observe chez un Diptère (*Lonchaea chorea* F.) une histolyse des néphrocytes postérieurs et la persistance des éléments antérieurs restés pleins de granules d'excrétion.

S. MÉTALNIKOFF (1908) a vu la destruction de nombreuses cellules péricardiales par phagocytose chez *Galleria mellonella* L. et la multiplication de jeunes éléments. A.-Ch. HOLLANDE (*op. cit.*) a observé un bourgeonnement nucléaire et une multiplication au cours de la nymphose. Enfin O.-W. TIEGS

(1922) décrit une dégénérescence granuleuse des cellules péri-cardiales de *Nasonia*.

Chez le Doryphore je n'ai pu relever aucune histolyse, aucune phagocytose ni aucune modification importante de la cellule péri-cardiale si ce n'est une disparition progressive des sphérules albuminoïdes, à partir du quatrième jour de la nymphose.

CHAPITRE XIII

Tissu adipeux.

Dès le troisième jour de la vie embryonnaire il est possible de reconnaître parmi les éléments mésodermiques épars sous l'ectoderme des cellules arrondies ou ovoïdes, à bords irréguliers, de 8 à 10 μ de diamètre, dont le cytoplasme est quelque peu vacuolaire (fig. 50, *A* et *B*). Ces éléments s'allongeant, s'anastomosant et se multipliant, deviennent, au cinquième jour, des cellules adipeuses typiques à cytoplasme présentant de larges vacuoles périphériques (fig. 24, *A* : *a*). De formes irrégulières, souvent plus ou moins étoilées, elles s'unissent les unes les autres pour former des bandelettes. Avant l'éclosion les vacuoles graisseuses sont devenues larges et plus ou moins

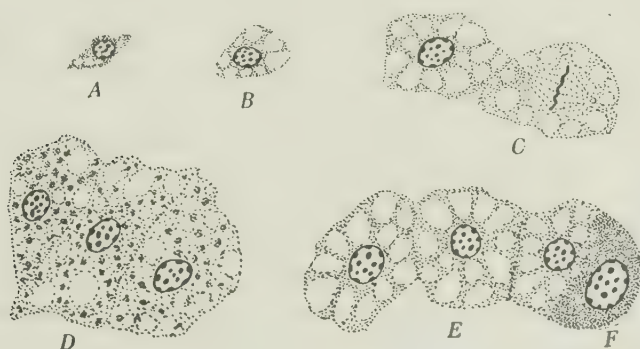


FIG. 50. — TISSU ADIPEUX

A : embryonnaire; *B* : jeune larve; *C* : division avant une mue; *D* : nymphe;
E : imago; *F* : œnocyte imaginal.

juxtaposées. A ce moment les cellules adipeuses ne mesurent que 10 à 15 μ de long sur 8 à 10 μ de large, avec un noyau sur 8 à 10 μ de diamètre, le noyau ayant alors 9 μ sur 7 1/2. Dès l'éclosion cette cellule se développe et atteint 25 μ de diamètre, le noyau ayant alors 9 μ sur 7 1/2. Les grosses vacuoles ont disparu, remplacées par une infinité de petites.

Ces petites gouttelettes se fusionnent ensuite, donnant à nouveau de grosses vacuoles. La disposition en bandelettes est de plus en plus nette. Elle est due à de minces lames conjonctives observées par E. POYARKOFF (1910) sur la Galéruque, soutenues par les trachées et trachéoles. A la première mue de grosses gouttes de graisse forment quelques larges vacuoles, bordées d'un certain nombre de petites, et c'est au milieu d'une étroite zone cytoplasmique centrale qu'apparaissent, juste avant la mue, les figures de karyocinèse également signalées par POYARKOFF (fig. 50, C). Ainsi, sans guère changer de volume mais en se multipliant activement, le tissu adipeux suit le développement de la larve. Les globules deviennent de plus en plus volumineux et, à chaque mue, apparaissent quelques granulations albuminoïdes. Ces granulations réapparaissent à l'approche de la mue nymphale, plus nombreuses et, en général, plus grosses qu'aux mues précédentes (fig. 50, D). Au moment où la larve enfoncée rétracte ses pattes, on peut nettement distinguer deux couches de cellules adipeuses : la zone périphérique, riche en granulations albuminoïdes et pauvre en vacuoles graisseuses, et le tissu adipeux central où la proportion est inverse, comme l'ont également trouvé FL.-V. MURRAY et O.-W. TIEGS, sur *Calandra oryzae* L.

Au cours de la nymphose je n'ai pu retrouver chez le Doryphore la dislocation des « corps gras » décrite par POYARKOFF chez la Galéruque et par E.-R. SNODGRASS (1924) chez *Rhagoletis pomonella* Walsh. Si les lobes adipeux changent de forme sous l'influence des remaniements morphologiques il n'en résulte aucune libération de cellules adipeuses ni aucune destruction de ces éléments, contrairement à ce qu'a décrit J. VON KREMER (1926) sur divers Coléoptères. De même, je n'ai pu observer ni l'action phagocytaire des cellules adipeuses contre divers débris (musculaires, malpighiens, glandulaires etc.) observée par E. POYARKOFF, ni leur propre phagocytose par les leucocytes comme cela a été signalé chez les Diptères et les Hyménoptères.

Chez l'imago les cellules adipeuses reprennent leur aspect ordinaire, auquel s'ajoute, toutefois, un accollement étroit avec les oenocytes imaginaux (fig. L, E, F).

CHAPITRE XIV

Tissu musculaire.

Ce sont, sans conteste, les transformations subies par le tissu musculaire au cours de la nymphose qui m'ont donné le plus de mal à étudier. Il suffit d'ailleurs de jeter un coup d'œil sur la bibliographie de la question pour voir combien le problème est complexe, combien les phénomènes diffèrent d'un groupe d'insectes à un autre et combien les mêmes phénomènes donnent lieu à des interprétations différentes. En outre, les examens histologiques sont rendus plus difficiles par la présence d'éléments étrangers (gaine conjonctive, nerfs, trachéoles) en rapport direct avec le tissu musculaire.

Chez l'embryon de trois jours les ébauches des pattes sont nettes et nous pouvons voir, sous l'ectoderme, des cellules fusiformes qui sont les myoblastes (fig. 51, A). Chez un embryon de quatre jours nous les retrouvons se groupant en faisceaux, leurs extrémités s'effilant pour entrer en contact avec certaines cellules ectodermiques. Deux jours après nous trouvons un mince cordon à cytoplasme très vacuolaire et à noyaux ovalaires centraux (B). Le lendemain (soit sept jours après l'éclosion) les noyaux ont gagné la périphérie, de part et d'autre de l'axe central au niveau duquel apparaissent des myofibrilles (C). Puis celles-ci deviennent de plus en plus nombreuses et relèguent encore d'avantage noyaux et sarcoplasme contre le sarcolemme (D). Le sarcoplasme devient de moins en moins vacuolaire, au point qu'il ne reste bientôt plus trace de ces vacuoles au moment de l'éclosion, lorsqu'apparaissent les stries transversales (E). Chez la larve du premier âge la fibre musculaire est mince (10μ en moyenne), entourée d'un sarcoplasme nettement visible, dans lequel on trouve, de place en place, un noyau ovalaire de 8μ sur 3 . Le tout est entouré d'une gaine conjonctive comportant de très rares noyaux. Des trachées longent la

fibre, s'y terminant par des cellules trachéolaires dont les fines trachéoles serpentent sur le sarcolemme. De même, des rameaux nerveux s'y terminent par de larges plaques motrices pluri-nucléées. Durant tout ce stade, la fibre ne s'accroît pas.

Mais, lorsque la larve s'immobilise « dans l'attitude de la prière » et commence à décoller sa cuticule, le tissu musculaire présente une active multiplication.

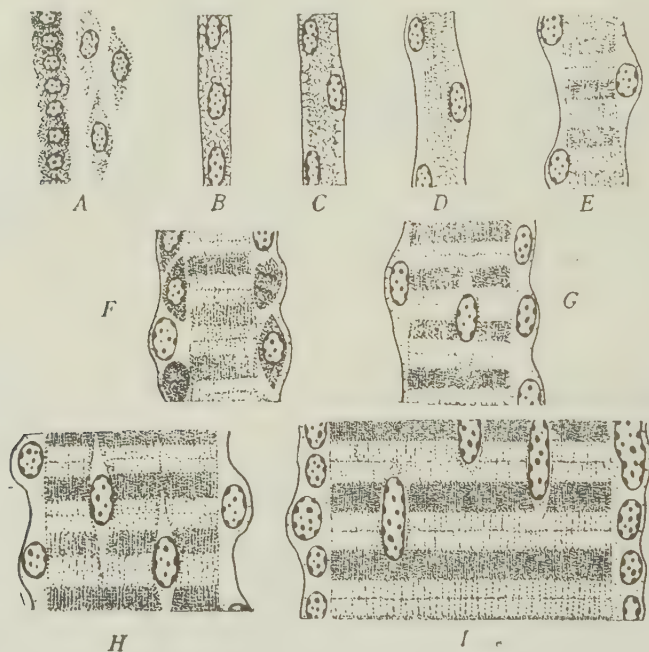


FIG. 51. — ÉVOLUTION DES MUSCLES LARVAIRES, NYMPHOSE NON COMPRISE

A : myoblastes embryonnaires; B : fibre embryonnaire à noyaux centraux; C : fibre embryonnaire à noyaux latéraux, myoplasme et sarcoplasme; D : fibre embryonnaire à striation longitudinale; E : striation transversale à l'éclosion; F : myoblastes avant la première mue; G : fibre d'une larve du 2^e âge; H : fibre d'une larve du 3^e âge; I : fibre d'une larve du 4^e âge.

Certains noyaux, condensant autour d'eux un peu de sarcoplasme, se divisent par karyocinèse (F), restent d'abord l'un près de l'autre, sous le sarcolemme, puis s'étalent pour donner de nouvelles fibrilles. A la suite de ce processus le muscle a sensiblement doublé de grosseur.

Le muscle de la larve du deuxième âge présente des fibrilles nettement striées et un sarcoplasme périphérique mince, mais visible, contenant de place en place des noyaux ovalaires qui font hernie sous le sarcolemme. Mais, dès ce stade, nous trouvons, enfouis au milieu des fibrilles, des noyaux musculaires plus minces et plus allongés (G). Un mince fuseau de sarcoplasme les entoure et surtout les prolonge. A la fin du deuxième stade les myoblastes réapparaissent sous le sarcolemme et le diamètre des fibres paraît doubler à nouveau.

Au troisième âge (H), les noyaux périphériques sont plus nombreux et de tailles variables (de $7\ \mu \times 3$ à $14\ \mu \times 9$). Quant aux noyaux inclus au centre du muscle, ils paraissent s'être beaucoup allongés et atteignent 35 à 40 μ de long (au lieu de 15). Leur largeur reste sensiblement la même (8 à 9 μ). La chromatine est peu abondante et dispersée à peu près régulièrement en petits grains très fins. Selon que le muscle a été fixé en extension ou en contraction le sarcoplasme apparaît comme une mince bandelette latérale ou comme des festons plus ou moins volumineux. A la fin de ce stade, les myoblastes réapparaissent et se multiplient, tant à la périphérie qu'au centre du muscle qui double encore de volume, ou presque.

Dans le sarcoplasme périphérique de la larve du quatrième âge (I) nous rencontrons de nombreux petits noyaux de 14 μ sur 5, d'autres de taille moyenne, faisant hernie sous le sarcolemme et enfin, de place en place, un grand noyau ovalaire d'environ 25 μ sur 15, qui n'est qu'un noyau trachéolaire tel qu'on peut également en observer dans le système nerveux. A l'intérieur du muscle nous trouvons, encore plus nombreux, les noyaux précédemment décrits. Les coupes longitudinales nous en montrent parfois de longues files alors que les coupes transversales nous permettent de les situer en bordure des champs de Cohnheim (fig. 56).

L'origine mésodermique des muscles étant actuellement admise par tous, je pense qu'il est inutile de la discuter à nouveau. Des recherches antérieures sur le développement larvaire des muscles je retiendrai, par contre, les observations de E. POYARKOFF (1910) ainsi que celles de Fl. V. MURRAY et O. W. TIEGS (1934)

concernant la division indirecte de certains noyaux musculaires immédiatement avant les mues larvaires et l'individualisation d'un peu de cytoplasme autour de chaque noyau fils, au cours de la télophase.

Ce que j'ai pu constater chez le Doryphore ne diffère de ce qui a été observé chez la Galéruque que par une individualisation plus précoce du cytoplasme autour du noyau en cours de division. Je noterai, de même, que la présence de petits noyaux inclus au milieu du myoplasme larvaire, a été également notée par W. KARAWAIEW (1898) chez *Lasius flavus* L. ainsi que par L. TERRE (1899) et J. ANGLAS (1900) chez l'Abeille. Quoiqu'il en soit nous retiendrons cette notion importante que, chez le Doryphore tout au moins, l'accroissement des muscles larvaires se fait par *prolifération endogène de myoblastes* qui viennent s'ajouter aux éléments préexistants pour constituer une fibre de plus en plus grosse. Tous les muscles larvaires sont formés au cours du développement embryonnaire. Ils s'accroissent seulement selon le processus général ci-dessus décrit, dont l'intensité est en rapport avec le rôle du muscle intéressé.

L'évolution nymphale, au contraire, varie selon la fonction que remplira le muscle au cours de la vie imaginale, ce qui nous amène à diviser l'étude de leur métamorphose en un certain nombre de types :

- 1^o Muscles subissant un remaniement presque complet (muscles des pattes et des mandibules);
- 2^o Muscles subissant un accroissement important (muscles vibrateurs);
- 3^o Muscles subissant une régression plus ou moins intense (muscles abdominaux);
- 4^o Muscles de nouvelle formation (muscles des organes génitaux) ;
- 5^o Muscles ne subissant aucune modification (muscles du tube digestif).

1^o MUSCLES SUBISSANT UN REMANIEMENT PRESQUE COMPLET

A. — *Muscles des pattes.*

J'ai montré, tant au chapitre de la morphologie externe qu'à propos de l'hypoderme, que les pattes étaient les premières à présenter des phénomènes de métamorphose. Il en est, évidemment, de même en ce qui concerne les muscles.

Au moment où la larve âgée, incurvée dans sa logette, décolle l'hypoderme de ses tarsi de leur cuticule, les noyaux intrafibillaires ainsi que les plus petits des noyaux périphériques s'entourent d'une mince fusée de cytoplasme basophile (fig. 52).



FIG. 52. — FORMATION DES MYOBLASTES
DANS UN MUSCLE COXO-FÉMORAL LARVAIRE

c : chitine en voie de décollement; *h* : hypoderme; *t* : noyau trachéolaire;
n : gros noyau larvaire; *m* : myoblaste.

Ce sarcoplasme, ayant repris l'aspect embryonnaire, s'insinue en effet entre les champs de Cohnheim, créant une sorte de réseau anastomotique particulièrement bien visible à l'état frais. Les coupes colorées donnent au contraire l'aspect d'éléments isolés (leucocytes immigrés) ou de trachéoles intra-musculaires. Les noyaux ainsi entourés rejettent des boules autotomiques. Mais

bientôt ce réseau se fragmente en éléments fusiformes qui sont le siège de nombreuses karyocinèses : les myoblastes imaginaires. Leur apparition et leur multiplication disloquent la fibre mus-



FIG. 53. — MUSCLE COXO-FÉMORAL CHEZ UNE PRÉNYMPHE

h : hypoderme rétracté; *a* : formation d'un apodème; *m* : myoblastes;
n : division directe des gros noyaux larvaires; *t* : cellule trachéolaire
libérée; *l* : leucocytes; *p* : ponceaiphiles; *k* : « Kornchenkugeln » ou
sphère de granules.

culaire (fig. 53) qui perd sa striation transversale et devient vacuolaire. Parallèlement, les noyaux de taille moyenne se

fragmentent, chaque noyau fils issu de cette division directe s'entourant également de cytoplasme basophile.

Les gros noyaux trachéolaires, restant en rapport avec les trachées s'écartent du muscle en dislocation tandis que les boules autotomiques et quelques noyaux larvaires en karyolise tombent dans l'hémocèle.

Des leucocytes, reconnaissables à leurs affinités tinctoriales et aux nombreuses et grandes vacuoles de leur cytoplasme, s'observent autour de ces muscles et phagocytent les déchets, accompagnés de poncauphiles qui présentent, plus que jamais, l'aspect de cellules à sphérules.

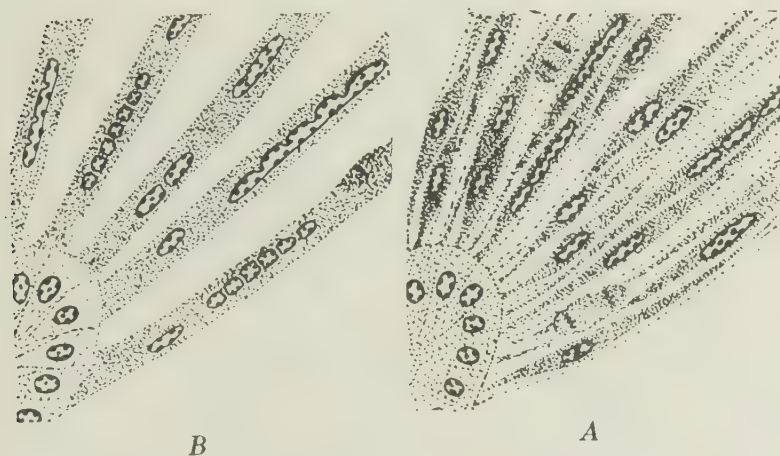


FIG. 54. — ÉVOLUTION NYMPHALE D'UN MUSCLE COXO-FÉMORAL
A : nymphe de 12 heures ; B : nymphe de 24 heures.

Dans la patte rétractée les muscles pédieux, débarrassés des boules autotomiques, des noyaux larvaires inutilisés et de l'excès de sarcoplasme, forment des fuseaux ventrus et courts de myoblastes (fig. 53). Trompé par l'accumulation de leucocytes fusiformes (fig. 53 l) le long des membranes conjonctives qui séparent en deux la cavité interne des pattes, et influencé sans doute par E. POYARKOFF (*op. cit.*) qui a écrit que « les myoblastes libres sont disséminés dans cette cavité » j'ai d'abord admis cette libération. Or l'examen de nouvelles préparations à l'état frais

ou colorées, ainsi que la révision attentive des anciennes m'amène à affirmer aujourd'hui que le muscle larvaire ne perd pas le contact avec l'hypoderme dont, au contraire, il accentue l'invagination en tendon ou apodème.

Chez la nymphe de douze heures (fig. 54, A) on perçoit encore tous les stades de karyocinèse mais la division directe l'emporte de plus en plus.

On trouve encore, au voisinage du muscle en formation, quelques rares phagocytes dont le contenu est presque complètement lysé.



FIG. 55. — COMPARAISON ENTRE UN MUSCLE COXO-FÉMORAL LARVAIRE ET SON HOMOLOGUE IMAGINAL

A : muscle larvaire; B : muscle imaginal.

Chez la nymphe de 24 heures (fig. 54 B) les karyocinèses sont rares, mais la division directe doit être active car on trouve à la fois des noyaux allongés et des files de petits noyaux. Au bout de trois jours nous observons des fibres grêles nettement séparées, entourées d'une gaine conjonctive. Les noyaux, assez nombreux, sont au centre, sauf ceux de quelques myoblastes attardés appliqués encore sur certaines fibres à limites moins bien définies.

Chez la nymphe de quatre jours, les noyaux se répartissent à la périphérie. Est-ce cette répartition qui en est la cause, mais nous devons noter qu'ils paraissent alors beaucoup moins nombreux. Au cinquième jour, la striation longitudinale est nette et, au sixième, apparaît la striation transversale. Au huitième jour l'imago sort de l'exuvie nymphale. La fibre musculaire imaginale est très pauvre en sarcoplasme et ses noyaux sont aplatis entre les fibrilles et le sarcolemme. Si nous comparons la musculature d'une patte larvaire à celle d'une patte imaginale (fig. 55, A et B) nous sommes frappés par ce fait que la seconde comporte beau-

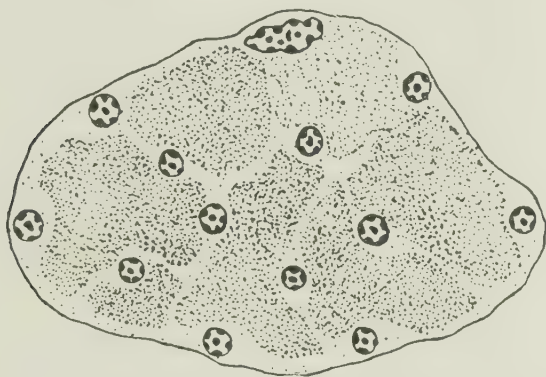


FIG. 56. — COUPE TRANSVERSALE D'UN MUSCLE COXO-FÉMORAL DE LARVE AGÉE (champs de Cohnheim)

coup plus de fibres musculaires indépendantes d'un bout à l'autre (quoique groupées en faisceau) que la première, mais que le diamètre de la fibre imaginale est beaucoup plus petit que celui de la fibre larvaire. Bien plus, il semble qu'il y ait un rapport inverse entre le nombre et la taille des fibres, de telle sorte que la masse des fibres imaginale est égale à celle du muscle larvaire correspondant. Il s'agit ici, bien entendu, de la larve du quatrième âge, car si on compare la fibre imaginale au muscle de la larve du premier âge, on constate que ces deux éléments sont sensiblement du même diamètre.

Peut-on en conclure que chacune des fibres indépendantes qui constituent le muscle imaginal provient d'un des éléments du muscle larvaire correspondant ?

Les coupes transversales des muscles nous montrent, en effet, que les faisceaux de fibrilles composant le gros muscle ne se confondent pas mais constituent, sous la gaine commune, autant de champs de Cohnheim individualisés, gardant à leur périphérie propre leurs noyaux respectifs (fig. 56).

B. — *Muscles mandibulaires*

Les muscles abducteurs et adducteurs de la mandibule suivent, avec un léger retard, un processus extrêmement voisin. L'apparition du réticulum de sarcoplasme basophile y est très nette ainsi que la formation des premiers myoblastes par division indirecte des petits noyaux qui sont inclus dans le muscle. Puis les myoblastes deviennent nombreux, se multipliant activement tant à la périphérie qu'à l'intérieur de la grosse fibre larvaire. La chromatine des noyaux ne participant pas au processus se condense et la striation du myoplasme disparaît. Les myoblastes fragmentent longitudinalement la fibre larvaire en un grand nombre de petites fibres sur lesquelles ils se fondent. Les gros noyaux larvaires sont rejetés parfois avec un peu de sarcoplasme. Les leucocytes les phagocytent aussitôt. C'est alors que survient la mue nymphale. Certains noyaux s'allongent, cependant qu'à la périphérie les karyocinèses continuent pour ne disparaître qu'au quatrième jour de la vie nymphale. Les divisions directes se poursuivent encore tandis que les trachéoles en rapport avec le muscle commencent leur réorganisation. La striation longitudinale redevient visible, les stries transversales sont perceptibles au cinquième jour mais ne montrent tout leur détail qu'au septième.

Il y a donc, comme dans les muscles des pattes, formation de myoblastes imaginaires à partir de noyaux préexistants dans le muscle et du sarcoplasme ambiant. La masse totale ne change pas, mais le nombre des fibres a crû en raison inverse du diamètre qu'elles prenaient par fragmentation longitudinale. Là où on comptait 18 grosses fibres de 35 à 40 μ dans une coupe de tête de larve âgée, on compte 60 petites fibres de 10 à 12 μ dans une coupe de tête d'imago.

Le processus que j'observe est donc moins « poussé » que celui

qu'a décrit POYARKOFF pour lequel « il se formera des muscles imaginaires entièrement différents » à partir des myoblastes libérés, ou que celui qui a été observé sur les muscles mandibulaires de *Calandra oryzae* L. par FL. MURRAY et O. W. TIEGS (*op. cit.*).

Dans ce cas, en effet, les myoblastes, nés sous le sarcolemme, émigrent ensuite dans la fibre en la disloquant peu à peu de telle sorte que « the last fragments do not vanish till the third day of pupation ». Quant à la dégénérescence vacuolaire que POYARKOFF décrit longuement comme spéciale aux muscles mandibulaires, je l'ai retrouvée dans tous les muscles subissant l'évolution myoblastique ou la dégénérescence simple, particulièrement en les examinant à l'état frais. D'accord avec POYARKOFF, je n'attribue pas cette lyse à une action « lyocytaire » externe telle que l'a décrite ANGLAS (1899) chez les Hyménoptères, mais plutôt à un processus intrinsèque, les noyaux musculaires paraissant être le centre de formation des vacuoles.

2° MUSCLES SUBISSANT UN ACCROISSEMENT IMPORTANT

Ce sont les muscles du vol dits *muscles vibrateurs*.

Dès l'apparition des premiers phénomènes de nymphose (prolifération de la valvule œsophagienne et rétraction des pattes), les muscles métathoraciques tergo-coxaux, tergo-trochantinaux et tergaux obliques, puis longitudinaux tergaux présentent les fusées de cytoplasme basophile avec des noyaux qui formeront les myoblastes (fig. 57, A). Ces derniers, se divisant d'une façon particulièrement active, ont vite fait de fragmenter ces muscles en *bandelettes longitudinales plus larges* que celles que nous avons pu observer précédemment. La striation disparaît en même temps. Au moment de la mue nymphale, les myoblastes forment déjà un épais manchon autour de chacune des fibres (B). La fusion de ces couches successives de myoblastes en augmente progressivement le diamètre, tandis que les noyaux, disposés en couches concentriques s'allongent et se divisent directement (C). La multiplication indirecte des myoblastes périphériques diminue

peu à peu. Au quatrième jour de la vie nymphale, la fibre est volumineuse à contours nets, délimités par une mince gaine



FIG. 57. — ÉVOLUTION NYMPHALE D'UN MUSCLE VIBRATEUR

A : découpage de la fibre larvaire pour les myoblastes; B : organisation des fibres imaginaires et phagocytose des déchets; C : multiplication indirecte des myoblastes coexistant avec la multiplication directe des noyaux déjà formés; D : pénétration des trachéoles.

conjonctive. Des leucocytes, bourrés de boules autotomiques et de noyaux larvaires pycnotiques (Kornchenkugeln de WEISSMANN, ou sphères de granules de Ch. PÉREZ) se rencontrent dans

le voisinage, alors qu'il n'y a plus trace de noyaux larvaires dans la fibre. Au cinquième jour, les cellules trachéolaires, étalées sur celle-ci, y enfoncent des prolongements qui donneront les nombreuses trachéoles des muscles vibrateurs que nous avons vues par ailleurs (fig. 21, B et C). La striation longitudinale apparaît en même temps. Quant à la striation transversale, elle n'est perceptible qu'au septième jour et ne devient nette qu'après la mue imaginale.

POYARKOFF décrit l'évolution du muscle *flexor coxae meta-thoracis secundus* sans indiquer qu'il s'agit, chez l'imgo, d'un muscle vibreur. Cela ne saurait, pourtant, faire le moindre doute, tant en raison du nombre des myoblastes que de sa division « en cordons plus épais ». Une différence importante sépare cependant le muscle décrit par POYARKOFF de ceux que j'ai pu observer chez le Doryphore : les noyaux ne gagnent pas l'axe du « cordon » pour constituer « une traînée » s'étendant d'une extrémité à l'autre. Certes, beaucoup de noyaux intracytoplasmiques s'allongent et se fragmentent, mais sans fusionner avec leurs voisins ni changer de place. Il semble bien, par ailleurs, que BREED (1903) ait eu sous les yeux un processus analogue chez *Thymalus marginicollis* mais, ne faisant pas la part des myoblastes et la part des trachées, il est tombé dans une erreur d'autant plus grave qu'elle fit école (ANGLAS 1904). D'autre part, MURRAY et TIEGS ont bien vu que les muscles du vol tiraient leur origine de muscles larvaires métathoraciques fragmentés longitudinalement par les myoblastes et les quelques différences que j'ai pu relever entre leur description et la mienne viennent sans doute de ce fait que *Calandra oryzae* ne vole pas.

3° MUSCLES SUBISSANT UNE RÉGRESSION.

Un certain nombre de muscles subissent une régression sensible, tels les Longitudinaux sternaux et certains Tergo-sternaux abdominaux. Ces muscles sont également l'objet d'un remaniement par endomyoblastes, mais la dislocation et la phagocytose semblent être plus intenses que la réorganisation, car ici les grêles fibres imaginaires constituent dans l'ensemble une masse infiniment moins importante que le muscle dont elles sont respectivement issues.

D'autres, disparaissant complètement (fig. 58, A et B), tels certains muscles des huitième et neuvième segments abdominaux, ne présentent aucun processus de réorganisation. La fibre perd sa striation, le sarcolemme se plisse, les noyaux, dont la chromatine se condense en gros grains, s'entourent d'une aréole claire ou font hernie sous la gaine. Des vacuoles apparaissent dans le sarcoplasme. La gaine disparaît et les contours deviennent indis-



FIG. 58. — ÉVOLUTION NYMPHALE DES MUSCLES ABDOMINAUX

A : tendon conjonctif avec muscles persistants et muscles lysés.

t : tendon conjonctif abdominal; *p* : muscles persistants; *l* : muscles lysés;
e : leucocytes.

B : muscle lysé et phagocyté.

o : œnocytoïde; *s* : leucocytes séléniformes; *v* : phagocytes vacuolaires;
p : phagocytes avec inclusions; *d* : leucocytes en voie de division;
n : muscle; *n* : noyaux; *l* : leucocyte pénétrant dans le muscle.

tingents en même temps que les leucocytes arrivent et s'appliquent contre le muscle en voie de lyse. Bientôt il ne reste plus que des leucocytes bourrés de fragments musculaires méconnaissables et de noyaux en pycnose. Si POYARKOFF a laissé de côté cet aspect

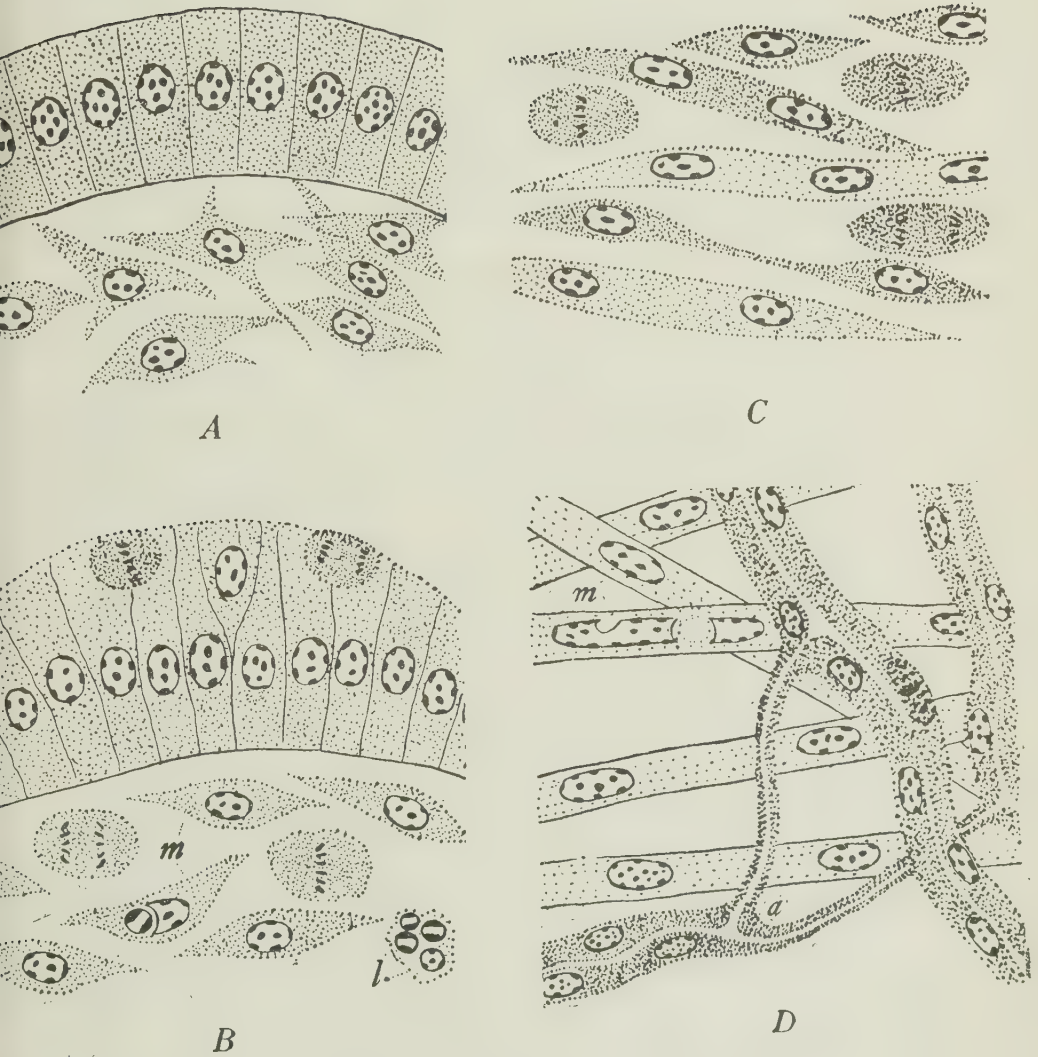


FIG. 59. — FORMATION NYMPHALE DES MUSCLES GÉNITAUX

A : au début de la nymphose, cellules mésodermiques; B : myoblastes; C : organisation des myoblastes; D : fibres musculaires avec trachées néoformées.

a : ramification et anastomose trachéolaires; *l* : phagocyte; *m* : fibres musculaires,

de la nymphose du tissu musculaire, il semble, par contre, que DE BRUYNE (1898) l'ait quelque peu généralisé en décrivant l'histolyse et la phagocytose de tous les muscles de *Tenebrio molitor*. Quelques coupes faites à divers stades sur cet insecte m'ont, en effet, permis de constater que l'évolution y était la même que chez le Doryphore. C'est sans doute par une même généralisation que J. VON KREMER (1926) a décrit, chez les Coléoptères, une lyse des muscles quelque peu exagérée.

4° MUSCLES DE NOUVELLE FORMATION

Ce sont les muscles des organes génitaux. De la formation des ébauches génitales chez l'embryon jusqu'aux premières manifestations de la nymphose, il n'est pas possible d'y déceler la moindre trace de musculature. Toutefois, lorsque l'ébauche de l'organe copulateur fait hernie dans l'invagination hypodermique correspondante, nous trouvons sur la face interne de cette ébauche des cellules mésodermiques indifférenciées, étoilées et dont quelques-unes présenteront des karyocinèses à l'approche de la nymphose (fig. 59, A). Un peu plus tard, lorsque la larve rétracte ses pattes, ces cellules prennent l'aspect de myoblastes et, se divisant activement par mitoses, s'étalent sur toute l'ébauche génitale (B).

Juste avant la nymphose, ces myoblastes, devenus nombreux, commencent à se disposer régulièrement. Certains entrent en rapport avec leurs voisins. Chez la nymphe de 24 heures on commence à trouver des fibres de deux ou trois noyaux à côté de myoblastes en karyocinèse (C). Au deuxième jour les fibres sont en majorité et les noyaux s'allongent. Au troisième et quatrième, ces noyaux se divisent directement et des leucocytes très vacuolaires se rencontrent entre les fibres.

Au quatrième jour s'installe le réseau trachéen en rapport avec ce nouveau système musculaire (D). Enfin, au cinquième jour, apparaît la striation longitudinale, puis transversale.

Cette néoformation de muscles imaginaires, connue depuis KUNCKEL D'HERCULAI (1875), est classique depuis le travail de Ch. PÉREZ (1902). Décrite par POYARKOFF, elle se retrouve chez tous les insectes, non seulement en rapport avec le développement des organes génitaux, mais aussi avec celui des pattes lorsqu'elles n'existent pas chez la larve, comme c'est le cas pour *Calandra oryzae* L. (MURRAY et TIEGS, *op. cit.*),

5° MUSCLES NE SUBISSANT AUCUNE MODIFICATION IMPORTANTE.

Ce sont, d'une part, les muscles longitudinaux et transversaux du tube digestif sur lesquels je n'ai pu observer qu'une diminution apparente de la striation au cours de la nymphose, concurremment avec un gonflement du sarcolemme surtout visible sur le rectum ; et, d'autre part, les longitudinaux tergaux et certaines fibres tergo-sternales de l'abdomen. Ces derniers gardent d'ailleurs leur activité durant la nymphose, comme le prouvent les mouvements de redressement de l'abdomen qu'effectue la nymphe lorsqu'on la touche.

RENGEL (1876), étudiant le tube digestif de *Tenebrio molitor*, a décrit une histolyse de sa musculature qu'il m'a été impossible de retrouver sur cet insecte. De même, MURRAY et TIEGS décrivent un développement de myoblastes dans les muscles abdominaux et une destruction des muscles larvaires correspondants chez *Calandra oryzae* L.

D'une manière générale, nous voyons donc que STRAUSS-DURKEIM (1828) avait raison lorsqu'il écrivait que : « chez les insectes parfaits les muscles ne sont que ceux des larves transformés par les métamorphoses ». Muscles génitaux et muscles lysés mis à part, j'ai pu, en effet, suivre par des dissections l'évolution de tous les groupes de muscles. Malgré certains remaniements ils restent toujours reconnaissables et peuvent même permettre de suivre les modifications de leurs insertions, comme nous l'avons vu au chapitre de la morphologie externe (fig. 5). Mais sur cette « charpente » larvaire, la musculature peut s'édifier de multiples façons, selon l'importance et la fonction du muscle, d'une part, selon le type d'insecte d'autre part.

RÉSUMÉ DES OBSERVATIONS FAITES SUR LE DORYPHORE

1^o Modifications de la morphologie externe.

Les larves du premier âge se distinguent par la présence de trois *ruptor ovi* et d'une série de taches situées au même niveau sur les segments postérieurs. Ces *ruptor ovi* disparaissent à la première mue, deux taches latérales, méso et métathoraciques prennent un relief conique assez marqué. *C'est à leur niveau qu'au cours du quatrième âge, ailes et élytres se développent dans une poche de l'hypoderme.*

Ce développement mis à part, la métamorphose débute par un décollement de l'hypoderme des pattes allant de l'extrémité vers la base, immédiatement suivi d'une rétraction progressive des tissus sous-cuticulaires à l'intérieur de l'étui chitineux.

Ce phénomène, visible par transparence, est d'un précieux secours pour apprécier le début de la métamorphose. Les tissus ainsi rétractés donnent ensuite les pattes nymphales qui s'insinuent entre la chitine du corps, en cours de décollement, et l'hypoderme, les tarses seuls s'engageant dans les exuvies des fémurs larvaires. Antennes et yeux composés se sont également développés au cours de cette période.

Au cours de la nymphose, le bord postérieur du métasternum s'enfonce, entraînant les suivants. Chez l'imago, le premier sternum abdominal surplombe les articulations métathoraciques, tandis que le deuxième et la partie antérieure du troisième forment les concavités postérieures à ces articulations.

De même le neuvième segment abdominal se télescope dans le huitième et ce dernier dans le septième.

2^o Eléments figurés du sang.

Les leucocytes, que l'on peut reconnaître dès le troisième jour de la vie embryonnaire, sont de deux sortes : les uns petits et polymorphes, sont capables de phagocyter dès leur apparition;

les autres, plus volumineux, présentent des affinités tinctoriales spéciales et ne phagocytent pas.

Au cours du développement post-embryonnaire, les premiers, ou *pro-leucocytes* se multiplient par karyocinèse et donnent naissance à des formes diverses (phagocytes, cellules séléniformes cellules plates). Les seconds, ou *œnocytoïdes*, sont peu nombreux et restent toujours nettement *ponceauphiles*. Généralement sphériques ils sont souvent remplis de vacuoles régulières leur donnant un aspect muriforme (cellules à sphérules).

Accompagnant partout les formes phagocytaires, ils n'englobent jamais rien.

Les phagocytes n'attaquent jamais que des substances étrangères et des tissus plus ou moins lysés.

Ils se montrent incapables de disloquer un muscle, même si celui-ci est introduit expérimentalement dans l'hémocoèle. Ils peuvent former des nodules, souvent localisés auprès du cœur.

Le nombre des leucocytes s'accroît très rapidement au moment où la larve cesse de manger, puis diminue.

3^o Hypoderme.

Chez le Doryphore les cellules les plus diverses peuvent rejeter des boules autotomiques, non seulement au cours de la différenciation nymphale, mais aussi dès l'organisation embryonnaire. Très marqué au début de la nymphose du tissu intéressé (et donc en rapport avec le moment de cette nymphose locale) ce phénomène se ralentit pour disparaître un peu avant la mue imaginale. Les pattes larvaires, très tôt formées, présentent une longue invagination du tarse constituant un tendon sur lequel s'insèrent secondairement les muscles. Ce tendon, dont l'extrémité flotte librement dans le fémur, est à l'origine des régénérations du tarse chez la larve amputée.

Au début de la métamorphose l'hypoderme des pattes se détache de sa cuticule et se rétracte, prenant un aspect de plus en plus stratifié et plissé, jusqu'à former une sorte de « disque imaginal » coxal. Ce disque, à peine constitué, se dévagine en donnant une patte nymphale. A ce moment la chitine se décolle sur tout le

corps et l'hypoderme s'organise pour atteindre progressivement la morphologie imaginale, se condensant ici, s'aplatissant là, formant phragma et apodème...

Toutes les insertions musculaires se font sur des cellules hypodermiques, soit *directement*, et dans ce cas celles-ci, gardant leurs limites cellulaires, développent des tonofibrilles plus ou moins nettes, soit *indirectement*, et dans ce cas il se développe un *tendon conjonctif nucléé* servant d'intermédiaire entre les muscles et l'hypoderme.

Certains de ces tendons, devenus inutiles, sont la proie des phagocytes au cours de la nymphose.

Chez l'imago les insertions musculaires correspondent exactement aux taches mélaniques de la chitine.

Chez le Doryphore les glandes hypodermiques sont nettement plus vacuolaires avant chaque mue. Leurs canaux chitineux, ouverts extérieurement en temps normal, se rompent au niveau de la surface de l'hypoderme et paraissent alors décoller la chitine en déversant un liquide exuvial.

La larve du Doryphore porte sur le septième segment abdominal une paire de glandes répugnatoires éversibles qui disparaissent à la nymphose. *Par contre, des glandes en grappe apparaissent chez la nymphe au niveau du prothorax et des élytres.* Il se développe également des glandes simples sur les pièces buccales et le pharynx ainsi que de nombreuses glandes vulvaires ou péripéniales.

Sauf l'invagination génitale *aucun disque imaginal n'est repérable sur l'hypoderme larvaire avant la troisième mue. C'est seulement à ce moment qu'apparaissent les ébauches alaires qui se développent dans leurs cavités péripodales durant tout le quatrième stade larvaire. Les cellules qui forment ces ébauches ne sont pas des cellules embryonnaires strictement localisées et prédestinées puisqu'après ablation assez large effectuée avant la 3^e mue et régénération de l'hypoderme une aile normale se développe en temps voulu.*

Les pattes larvaires, ne comportant « aucun disque imaginal » classique, sont également susceptibles de régénération. *Par contre, l'invagination génitale, seul disque embryonnaire, ne paraît pas susceptible de régénération.*

4^o Appareil respiratoire.

Les premières invaginations trachéennes sont visibles dès le troisième jour de la vie embryonnaire et se développent rapidement.

Les trachées se terminent par une cellule étoilée, à gros noyau dans laquelle le canal aérifère, perdant sa spire, se résoud en un certain nombre de fines trachéoles.

Ces trachéoles sont de petits tubes trachéens issus de la cellule trachéolaire et entourés d'une mince couche de cytoplasme. Chez le Doryphore ces trachéoles ne sont pas uniquement un prolongement de la cellule étoilée car, *chez la larve, on peut distinguer des noyaux de loin en loin, le canalicule faisant généralement une boucle ou un simple crochet à leur niveau. De même il est possible de déceler des noyaux sur les digitations trachéolaires pleines qui, partant d'une cellule trachéolaire, s'introduisent entre les fibrilles des muscles du vol, au cours de la nymphose.* Si la métamorphose n'entraîne aucune destruction trachéenne, elle provoque, par contre, l'apparition d'un important réseau en rapport avec les muscles du vol, réseau issu des troncs existants par bourgeonnement cellulaire.

Lorsqu'après injection d'une solution chloroformique de colorant ou digestion des tissus ambiants par le suc pancréatique, on examine le réseau trachéolaire, *on a l'impression qu'il s'agit d'anses anastomotiques. En réalité ces anastomoses trachéolaires existent mais sont en petit nombre par rapport aux terminaisons en cul-de-sac.*

A l'état normal les trachéoles du Doryphore ne contiennent pas de liquide.

Elles n'ont que des rapports de voisinage avec les muscles (de la gaine ovigère ou autres) ou les membranes conjonctives et ne contribuent ni à former ni à disloquer d'autres tissus.

5^o Cœnocytes.

S'il m'est impossible d'affirmer l'origine ectodermique des cœnocytes larvaires il est, par contre, hors de doute que *les cœnocytes imaginaires sont des cellules hypodermiques* qui franchissent la basale et vont s'insinuer entre les cellules adipeuses.

Les cœnocytes larvaires persistent et *ne bourgeonnent pas.*

6° Tube digestif.

Le stomodæum et le proctodæum sont des invaginations ectodermiques précoces qui, arrivées contre le vitellus, prolifèrent de part et d'autre l'épithélium du mésentéron. *L'intestin moyen est donc d'origine ectodermique. Dès sa constitution il présente de grandes cellules épithéliales, fonctionnelles, et de petites cellules de remplacement.*

Ces dernières se multiplient au cours de la vie larvaire (karyocinèses) et forment de petits îlots nettement situés sur la face interne de la membrane basale de l'intestin moyen.

Au moment où la larve, enfoncée dans le sol, commence à rétracter ses pattes, la valvule œsophagienne devient le siège d'une intense prolifération karyocinétique donnant de très nombreuses cellules fusiformes, à caractères embryonnaire. Celles-ci, s'insinuant sous la basale mésentérique, la décollent et la retournent. C'est cette muqueuse retournée et plissée, portant sur sa face interne l'épithélium larvaire (îlots de remplacement compris) et sur sa face externe un manchon de cellules fusiformes d'origine valvulaire, qui constitue le « corps jaune », bientôt rejeté dans le proctodæum. Les cellules valvulaires, étalées sur la musculeuse contractée, reconstituent un épithélium nymphal à l'abri duquel s'organiseront une nouvelle membrane basale et des îlots de remplacement en crypte.

Ces îlots, proliférant, rejettent l'épithélium nymphal et donnent la muqueuse imaginale.

Au cours de ces divers processus je n'ai observé aucune phagocytose de cellules entre elles, de même que je n'ai vu la pénétration d'aucun leucocyte dans la lumière intestinale. L'épithélium larvaire subit une digestion dans le proctodæum.

7° Tubes de Malpighi.

Nés de bourgeonnements latéraux de l'extrémité profonde du proctodæum, les tubes de Malpighi embryonnaires s'incrustent aussitôt en cul-de-sac contre la portion du tube proctodæal qui deviendra le rectum. Ils y sont bientôt emprisonnés entre la couche

mésodermique qui donnera la musculature rectale, et des cellules mésodermiques qui formeront le manchon périrectal.

Augmentant d'abord très rapidement de longueur entre leurs deux extrémités fixes, grâce à de nombreuses mitoses, *les tubes de Malpighi ne grandissent plus, après l'éclosion, que par l'augmentation, d'ailleurs considérable, des dimensions de leurs cellules.*

Au cours du développement embryonnaire les six tubes, formés isolément, se soudent, trois par trois, en un canal unique, à la sortie du manchon périrectal pour se séparer à nouveau presque aussitôt après.

Le manchon périrectal présente des fibrilles musculaires spiralées semblables à celles des tubes de Malpighi libres. Dès le premier âge la portion périrectale des tubes s'accole de place en place au manchon. L'épithélium malpighien s'aplatit à ce niveau et fait hernie à l'extérieur tout en constituant une crypte interne.

Chez la larve âgée ainsi que chez l'imago *il est très difficile de montrer que la coupole (cryptonéphridie de Max Pool ou cryptosolénie de Lison) est formée d'une paroi amincie mais complète du tube malpighien, (cellule épithéliale et basale) recouverte du manchon. Par contre, le retour à l'aspect embryonnaire de cette cellule au cours de la nymphose le met parfaitement en évidence.*

Au cours de la nymphose les cellules malpighiennes des portions libres amorcent un processus de dégénérescence qui tourne brusquement à une condensation nucléaire et cytoplasmique sans montrer la moindre karyocinèse.

8° Glandes salivaires.

Formées très tôt par une invagination ectodermique, les glandes salivaires apparaissent tout d'abord comme un tube bordé de cellules pyriformes *bientôt recouvertes extérieurement d'une gaine conjonctive.* Ces cellules deviennent cubiques en grossissant, par pressions réciproques. L'augmentation de la taille des glandes salivaires se fait par multiplication cellulaire au cours de la vie embryonnaire, par augmentation de la taille des cellules ensuite.

A la mue nymphale les canaux chitineux s'en vont avec l'exuvie et les deux glandes, légèrement tassées sur elles-mêmes,

présentent des symptômes nets de dégénérescence. *La phagocytose n'intervient qu'ensuite et très irrégulièrement, des tronçons de glandes salivaires larvaires existant encore à la mue imaginale. Au deuxième jour de la nymphose deux nouvelles invaginations ectodermiques se forment légèrement en dedans des premières, et développent chacune une glande courte, grêle et ramifiée.*

9^o Appareil génital.

Chez l'embryon les testicules sont constitués de cellules sexuelles mêlées à des cellules mésodermiques qui, peu à peu, les isolent et les enveloppent. C'est à l'intérieur de ces cystes que les éléments sexuels se multiplient et évoluent.

Chaque glande a une forme discoïde dont la partie centrale et supérieure est remplie de spermatogonies entourées par les cellules cystiques au milieu desquelles il n'est pas possible de déceler de cellule de Verson. De ce centre générateur, les cystes se dirigent vers la périphérie, entre des cloisons conjonctives rayonnantes, puis descendent au plan inférieur pour revenir vers le centre s'ouvrir dans le calice. Des cellules à mucus sécrètent au-dessous de l'amas central de spermatogonies. Le canal éjaculateur, d'abord impair, puis bifurqué, se développe à partir d'une invagination ectodermique déjà visible chez l'embryon au niveau du 9^e sternite. Les canaux mésodermiques qui y aboutissent sont, au cours de la nymphose, refoulés par le développement du canal ectodermique puis de ses branches. Les ampoules terminales de ces deux types de canaux restent séparés jusqu'à la mue imaginale, par leurs épithéliums respectifs. L'appareil copulateur est formé par la prolifération et l'accolement de deux bourgeons. Dans l'ovaire, au moment de la première mue larvaire, les oogonies font hernies sur la paroi, découpant dans la gaine et les ligaments suspenseurs les ébauches des ovarioles.

Ces ligaments s'insèrent sur le postnotum mésothoracique et sont nettement séparés des cellules sexuelles par une lame conjonctive. Dans l'ovariole les oogonies se différencient en oocytes et cellules vitellogènes. L'ovaire du *Doryphore* est du type acrotrophique. Les oviductes mésodermiques aboutissent isolément sur les faces latérales du 7^e sternite et l'ébauche des appareils génitaux ecto-

dermiques n'apparaît qu'au début de la métamorphose, au bord antérieur du 9^e sternite. Progressant vers l'avant l'invagination de l'oviducte médian entre en rapport avec les deux oviductes mésodermiques par l'intermédiaire de deux cornes qui, s'allongeant, rejoulent les canaux mésodermiques. Ils restent séparés jusqu'à la mue imaginale par leurs épithéliums respectifs.

10° *Corpora allata et corpora cardiaca :*

Les *corpora allata*, appendus par un court pédoncule aux *corpora cardiaca*, sont petits et formés, chez la larve, d'un petit nombre de cellules à cytoplasme homogène, à limites peu nettes. Lorsque la larve s'enfonce dans le sol, les limites cellulaires deviennent plus nettes et quelques minuscules vacuoles apparaissent dans le cytoplasme des cellules. *Au moment où la pré-nymphé décolle son exuvie larvaire, des karyocinèses apparaissent et le cytoplasme devient dense.* Ces mitoses se montrent de plus en plus rares pour cesser vers la fin de la nymphose. A ce moment certaines cellules semblent s'hypertrophier et devenir granuleuses. Une vacuole se forme à une extrémité. *Chez l'imgo, les vacuoles s'agrandissent considérablement, repoussant le noyau à la périphérie.*

Leur contenu est finement granuleux.

Chaque *Corpus cardiacum* reçoit, d'une part, un petit nerf issu du ganglion cérébroïde correspondant et, d'autre part, un rameau quittant le nerf maxillaire peu après sa sortie du ganglion sous œsophagien. Il porte le *Corpus allatum* à l'aide d'un petit pédoncule et reçoit le prolongement antéro-externe du vaisseau dorsal. Histologiquement c'est un mélange de cellules ganglionnaires et de fibrilles cardiaques.

11° Appareil circulatoire.

Le cœur du Doryphore présente sept paires d'ostioles correspondant aux sept premiers segments abdominaux. *Les lèvres de ces ostioles jouent également, mais très incomplètement, le rôle de valvules.* L'appareil circulatoire continue à fonctionner durant la nymphose bien qu'il développe progressivement un organe pulsatile de Brocher au niveau de l'écusson mésotergal.

12° Cellules péricardiales.

Reconnaissables peu après la formation du vaisseau dorsal, les cellules péricardiales mono ou pluri-nucléées ne présentent pas de multiplication et persistent au cours de la nymphose. Le contenu cytoplasmique, seul, variant avec les stades.

13° Cellules adipeuses.

Visibles très tôt, les cellules adipeuses se multiplient activement par mitose chez l'embryon ainsi qu'avant chaque mue larvaire et se chargent de granulations albuminoïdes, d'une part, légèrement, à chaque mue, d'autre part, abondamment, au début de la métamorphose, la proportion graisse-albuminoïde variant de la périphérie du corps vers le centre. Les cellules adipeuses ne sont ni lysées ni phagocytées au cours de la nymphose. Elles ne possèdent elles-mêmes aucun pouvoir de phagocytose. Elles ne circulent pas dans le sang.

14° Muscles.

Formés par les myoblastes embryonnaires d'origine mésodermique les muscles larvaires augmentent à chaque mue par division karyocinétique de noyaux isolant un peu de sarcoplasme de telle sorte que de nouvelles couches de fibrilles viennent, chaque fois, s'ajouter aux précédentes. Au moment de la nymphose, il est possible de distinguer :

- 1° Les muscles subissant un remaniement presque complet ;
- 2° Les muscles présentant un accroissement important ;
- 3° Les muscles subissant une régression plus ou moins intense ;
- 4° Les muscles de nouvelle formation ;
- 5° Les muscles ne subissant aucune modification importante.

Les deux premières catégories se caractérisent par la multiplication de noyaux inclus dans des trainées sarcoplasmiques s'insinuant, ou non, entre les fibrilles de myoplasme.

Ces noyaux, qui rejettent tout d'abord des boules autotomiques présentent de nombreuses mitoses et, concentrant autour d'eux un mince fuseau de sarcoplasme, *forment des myoblastes d'origine endogène. Cette multiplication dissocie le muscle larvaire sans intervention des leucocytes.*

Les trachéoles, qui sont encore loin de leur stade de prolifération, n'interviennent pas dans cette dislocation.

Dans la première catégorie (muscles pédieux et mandibulaires) les myoblastes découpent les grosses fibres sur lesquelles ils s'appliquent. Les noyaux s'allongent et se multiplient par division directe. Les leucocytes, circulant entre ces nouvelles fibres, absorbent les déchets. Dans la deuxième catégorie (muscles du vol) les myoblastes divisent également les grosses fibres larvaires en fibres plus nombreuses, mais leur prolifération périphérique particulièrement active leur apporte des couches successives de myoplasme durant une bonne partie de la nymphose, de sorte que ces fibres sont considérablement renforcées.

Certains muscles (troisième catégorie : muscles abdominaux) subissent une régression plus ou moins marquée. Les uns forment bien des myoblastes mais les fibres nouvelles restent grêles et la désintégration est plus forte que la néoformation; d'autres sont *uniquement soumis à une autolyse et à une phagocytose* qui les font disparaître. Les muscles des organes génitaux (quatrième catégorie) sont dus à des myoblastes qui naissent du mésoderme local au début de la métamorphose.

Enfin il en est, comme ceux du tube digestif (cinquième catégorie), qui ne subissent qu'une légère et brève dédifférenciation.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Est-il possible de tirer de l'étude d'un insecte métabole des conclusions susceptibles de se rapporter à la métamorphose en général?

Issus de phylums différents, les insectes holométales présentent, d'un ordre à l'autre (et parfois dans le même ordre) des larves si différentes d'aspect et d'activité qu'il est logique de concevoir des variations dans leur métamorphose.

L'organisation des insectes présentant cependant des caractères communs, les transformations nymphales doivent présenter des points de comparaison que je vais m'efforcer de relever.

La rétraction des tissus à l'intérieur des pattes larvaires est un phénomène que j'ai pu retrouver chez *Tenebrio molitor* ainsi que chez diverses chenilles de Lépidoptères. Il serait intéressant et facile de vérifier si le fait est général pour toutes les larves holométales munies de pattes.

Il est, d'autre part, curieux de noter que tous les auteurs ayant étudié la métamorphose du tube digestif ont observé une prolifération de la valvule œsophagienne et la présence dans le mésenteron de cellules de remplacement. Sans doute le rôle de l'une et des autres varie selon les insectes, mais il n'en n'est pas moins vrai que ce sont là, dans bien des cas, des sujets qui demandent à être revus conjointement avec l'embryologie.

L'évolution des muscles varie essentiellement avec les métamorphoses subies par l'insecte. De l'étude de la bibliographie on pourrait « grosso modo » conclure que le remaniement des muscles est d'autant plus actif que la larve l'est moins. L'apparition de myoblastes d'origine mésodermique au cours de la métamorphose en est un bel exemple. Localisée aux seuls organes génitaux chez la Galéruque (POYARKOFF, 1910) comme chez le Doryphore, dont les larves sont munies de pattes, elle a lieu également au niveau des disques imaginaires des pattes chez les larves apodes des Diptères et des Hyménoptères (Ch. PÉREZ, 1902-1910).

Il est certain, également, que tous les muscles régénérés au cours de la métamorphose le sont au moyen de petits éléments

spéciaux : les myoblastes. Mais l'origine de ces cellules est variable.

Nés sur place, de noyaux ayant gardé la faculté de se multiplier (E. BORDAGE, 1917, pour les Diptères; W. KARAWAIEW, 1898, L. TERRE, 1900, Ch. PÉREZ 1902-1912, pour les Hyménoptères; A. HUFNAGEL, 1918, pour les Lépidoptères) ou d'origine exogène (R. VAN REES, 1884, Ch. PÉREZ, 1910, pour les Diptères; E. OERTEL, 1930 et M. VERGNE, 1935, pour les Hyménoptères), leur action se borne parfois à réédifier le muscle imaginal sur les restes du muscle larvaire fragmenté par les leucocytes; mais le plus souvent ce sont les myoblastes eux-mêmes qui opèrent cette fragmentation.

L'action des leucocytes, niée par certains (J. ANGLAS, 1902; E. OERTEL, 1930; R. E. SNODGRASS, 1924) sur les insectes qu'ils étudiaient, paraît varier selon les espèces et selon les parties étudiées. (Le cas de cette glande salivaire que j'ai vu subir une lyse simple en un point alors qu'elle était bourrée de leucocytes un peu plus loin est tout à fait typique à ce dernier point de vue).

Je pense donc qu'il est aussi inexact de nier toute intervention des leucocytes que de leur accorder le rôle primordial dans la métamorphose. Les leucocytes sont, dès la vie embryonnaire, les meilleurs « agents de répurcation » de l'organisme. Il est donc difficile d'admettre qu'un stade aussi important que la nymphose soit le seul à ne pas utiliser leurs services. Etant, en quelque sorte, des cellules mésodermiques « spécialisées », les leucocytes ne peuvent, par contre, donner eux-mêmes naissance à d'autres tissus spécialisés comme l'épithélium intestinal (A. BERLESE, 1900) ou les muscles (WEISSMANN, 1864).

La question des *Corpora allata* est à l'ordre du jour. D'une manière générale on accorde à ces glandes closes un rôle dans la métamorphose. Sans nier cette action il me sera permis de dire qu'un organe qui grossit en multipliant ses cellules au cours de la nymphose et qui présente des éléments nettement sécrétieurs chez l'imago ne peut y être cantonné.

Les premiers auteurs, utilisant sans doute des fixateurs défec-tueux, ont décrit la chute de l'hypoderme larvaire et son remplacement par des cellules issues de disques imaginaux, ce qui n'a plus été retrouvé dans la suite. Cette notion des disques

imaginaux d'origine embryonnaire semble avoir été élargie abusivement à tout groupe de cellules susceptibles de proliférer pour former un appendice imaginal. Il y a pourtant une différence considérable entre les ébauches d'appendices d'une larve de mouche, visibles dès l'éclosion et gardant jusqu'à la nymphose un aspect embryonnaire au sein de leurs cavités péripodiales et la formation d'une aile de Doryphore à partir de cellules larvaires susceptibles d'être remplacées par d'autres.

Si l'on en juge par le défaut de régénération de l'invagination génitale mâle du Doryphore il semble que nous ayons là un procédé susceptible de différencier expérimentalement les vrais disques imaginaux, formés de cellules restées au stade embryonnaire, des tissus larvaires aptes à donner des appendices imaginaires.

Seules des « amputations » de disques pédieux ou alaires, réalisés dans la cavité péripodale correspondante de la larve de Diptère ou d'Hyménoptères, seraient capables de résoudre ce problème particulièrement intéressant.

BIBLIOGRAPHIE

Liste des ouvrages cités et consultés.

1930. ALBRO (H.-T.). — A Cytological study of the changes occurring in the Oenocytes of *Gallerucella nymphaeae* L. during the larval and pupal periods of development. *Journ. of Morphol.*, t. L., p. 527.
1899. ANGLAS (J.). — Sur l'histolyse et l'histogénèse des muscles pendant la métamorphose. *C. R. Soc. Biol.*, 25 nov. et 2 déc.
1900. ANGLAS (J.). — Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille. *Thèse Paris et Bull. Scient. Fr. et Belg.*, t. XXXIV, p. 363.
1902. ANGLAS (J.). — Nouvelles observations sur les métamorphoses internes. *Arch. Anat. Micr.*, t. V.
1904. ANGLAS (J.). — Du rôle des trachées dans la métamorphose des insectes. *C. R. Soc. Biol.*, t. LVI, p. 175.
1915. ATHANASIU (J.) et DRAGOIU (J.). — La structure des muscles striés des insectes et leurs rapports avec les trachées aériennes. *Arch. Anat. Micros.*, t. XVI, p. 345.
1885. BALBIANI (E.-G.). — Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les insectes. *Recueil Zool. Suisse*, t. II.
1911. BARRAT (W.) and ARNOLD (G.). — A study of the blood of certain Coleoptera *Dytiscus marginalis* and *Hydrophilus piceus*. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, t. LVI, p. 149.
1893. BATAILLON (E.). — Nouvelles recherches sur les mécanismes de l'évolution chez le *Bombyx mori*. *Rev. Bourg. de l'Ens. Sup.*, t. IV, n° 3.
1927. BEAL (J.-A.). — The Development of the proventriculus of *Pityogenes Hopkinsi* Swaine. (Coleoptera). *Ann. Entom. Soc. of America*, t. XX, n° 4, p. 522.
1899. BLANC (L.). — Étude sur la sécrétion et la structure du brin et de la bave dans le *Bombyx mori*. *Lyon*.
- 1899-1900-1901. BERLESE (A.). — Osservazioni su fenomeni che awengono durante la ninfosi degli insetti metabolici. *Riv. di Patologia Vegetale*, t. VIII, X, XI.
1900. BERLESE (A.). — Intorno alle modificazioni di alcuni tessuti durante la ninfosi della *Calliphora erythrocephala*. *Bull. Soc. Entomologica Italiana*, t. XXXII, p. 253.
1908. BERLESE (A.). — Gli Insetti. *Milan*.

1921. BISHOP (G.-H.). — Cell. metabolism in the Insect Fat. Body.
1° Cytological changes accompanying growth and histolysis of the
fat. body of *apis mellifica*. *Journ. of morphol.*, t. XXXVI, p. 567.
1903. BONGARDT (J.). — Beitrage zur kenntnis der Leuchtorgane einhei-
mischer Lampyriden. *Zeit. f. wiss Zool.* Bd LXXV, S. 1.
1917. BORDAGE (E.). — Phénomènes de transformation des tissus lar-
vaires chez les insectes métaboles. *Bull. Soc. Entom. France*, p. 270.
1927. BOUNHIOL (J.-J.). — Contribution à l'Étude anatomique de la
larve du *Leptinotarsa decemlineata* Say (Doryphore de la pomme de
terre). *Rev. Zool. Agric.*, 26^e ann., p. 163.
1938. BOUNHIOL (J.-J.). — Recherches expérimentales sur le déterminisme
de la métamorphose chez les Lépidoptères. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*
suppl. XXIV.
1903. BREED (R.-S.). — The Changes wich occur in the muscles of a
Beetle *Thymalus marginicollis* Cheur., during metamorphosis.
Bull. of the Museum of Comparat. Zoology at Harward Collège.,
vol. XL, n° 7.
1916. BROCHER (F.). — Nouvelles observations biologiques et physiolo-
giques sur les Dyticidés. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, t. LV, p. 347.
1919. BROCHER (F.). — Les organes pulsatiles méso et métatergaux des
Lépidoptères. *Arch. Zool. Exp. et Gén.* t. LVIII, p. 14.
1924. BRUNETEAU (J.). — Sur l'éclosion de l'œuf chez le Doryphore
(*Leptinotarsa decemlineata* Say). *Rev. Zool. Agr.* 23^e ann., p. 289.
1927. BRUNETEAU (J.). — Contribution à l'étude des caractères extérieurs
et des pièces squelettiques du Doryphore. *Rev. Zool. Agric.*, 26^e ann.,
n° 8, p. 121, n° 9, p. 137, n° 10, p. 153.
1928. BRUNETEAU (J.). — Contribution à l'étude anatomique du Dory-
phore (*Leptinotarsa decemlineata* Say). *Rev. Zool. Agric.*, 27^e ann.,
n° 7, p. 102 et n° 8, p. 125.
1898. BRÛYNE de (C.). — Recherches au sujet de l'intervention de la
phagocytose dans le développement des invertébrés. *Arch. Biol.*,
t. XV, p. 181.
1930. BUDDENBROCK Von (W.). — Beitrag zur histologie und Physiologie
der Raupenhäutung, mit besonderer Berücksichtigung der Verson-
chen Drüsen. *Zeit. Morph. Okol. Tiere*, Bd XVIII, S. 701.
1931. BUDDENBROCK Von (W.). — Untersuchungen über die häutung-
shormone der Schmetterlongsraupen. *Zeit. vergl. Physiol.*, Bd XIV,
S. 415.
1937. BURTT (E.-T.). — On the *Corpora allata* of Dipterous insects.
Proc. Roy. Soc., London, sér. B. t. CXXIV, p. 13.
1938. BURTT (E.-T.). — On the *Corpora allata* of Dipterous insects II
Proc. Roy. Soc. London, ser. B, t. CXXVI, p. 39.

1937. BUSNEL (R.-G.). — Étude biologique et biochimique du *Leptinotarsa decemlineata* Say. *Ann. des Sc. Nat., Zool.*, 10^e série, XX, p. 230.
1936. BUSNEL (R.-J.). — The development and metamorphose of the midle intestinal épithélium of *Acanthoscelides Obtectus* Say. (Coléoptera). *Journ. Of Morphol.*, t. LX, p. 235.
1897. CARRIÈRE (J.) et BURGER (O.). — Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (*Chalidocomamuraria Fabr.*). *Nova Acta Acad., C. L., C. G., Nat. Cur.*, t. LXIX, p. 257, Halle.
1939. CODRÉANU (R.). — Recherches biologiques sur un Chironomide, *Symbiocladius rhithrogenae* (Zav.) ectoparasite « cancérigène » des éphémères torrenticoles. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, t. LXXXI, fasc. 1, p. 1.
1934. CONET (A.). — Contribution à l'histologie des tubes de Malpighi des Coléoptères cryptonéphridiés. *Ann. Soc. Scient. Bruxelles*, t. LIV, série B, 1^{er} fasc., p. 189.
1887. CUENOT (L.). — Études sur le sang, son rôle et sa formation dans la série animale. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, t. V, n. et r. n° p.
1891. CUÉNOT (L.). — Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. *Arch. Zool. Expér. et Gale*, t. IX, p. 13.
1896. CUÉNOT (L.). — Études physiologiques sur les Orthoptères. *Arch. Biol.*, t. XIV, p. 293.
1927. DAVIES (W.-M.). — On the tracheal system of Collembola. *Quart. Journ. micr. Sc.*, t. LXXI, p. 15.
1900. DEGENER (P.). — Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von *Hydrophilus*. *Zeit f. wiss. Zool.*, Bd 68, S. 113.
1928. DENIS (J.-R.). — Étude sur l'anatomie de la tête de quelques Collemboles. *Arch. Zool. Expér. et Gén.*, t. LXVIII, fasc. 1.
1898. DUBOSCQ (O.). — Recherches sur les Chilopodes. *Arch. Zool. exp. et Gén.* (3), t. VI, p. 481.
1846. DUFOUR (L.). — Études anatomiques et physiologiques sur une mouche. *Mem. des Savants étrangers. Paris*, t. IX.
1925. EASTHAM (L.-E.-S.). — Peristaltis in the Malpighian tubules of Diptera. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, t. LXIX, p. 385.
1930. EASTHAM (L.-E.-S.). — The formation of the germ layers in insects. *Biol. Rev.*, t. V, p. 1.
1884. ÉMERY (C.). — Untersuchungen über *Luciola italica*. *Zeit. f. wiss. Zool.* Bd XL, S. 338.
1856. FABRE (J.-H.). — Étude sur l'instinct et les métamorphoses des Sphégiens. *Ann. des Sc. Zool.*, 4^e série, t. VI.

1912. FEYTAUD (J.). — Contribution à l'étude du Termite lucifuge. *Thèse Paris*.
1909. FULINSKI. — Cité in Pflugfelder O. 1937.
1894. FUSARI (R.). — Étude sur la structure des fibres musculaires striées. *Arch. Ital. de Biol.*, t. XXII, p. 95.
1939. GALLETI. — Cryptosolénie du Doryphore. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. LXIV, n° 2, p. 133.
1876. GANIN (M.). — Matériaux pour l'histoire du développement post-embryonnaire des insectes (en russe). *Travaux du 5^e congrès de la société des naturalistes et médecins russes. Varsovie*.
1915. GEIPEL (E.). — Beitrage zur Anatomie der Leuchtorgane tropischer kaefer. *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd CXII, S. 239.
1929. GEROULD (J.-H.). — Periodic reversal of the heart action in the silkworm moth and pupa. *Journ. of Morphol.*, t. XLVIII, p. 385.
1894. GONIN (J.). — Recherches sur les métamorphoses des Lépidoptères *Bull. Soc. Vaudoise Sc. Nat.*, t. XXX, p. 87.
1914. GORKA (A. von). — Experimentelle und morphologische Beitrage zur Physiologie der Malpighischen Gefässe der Käfer. *Zool. Jahrb. Phys.* Bd XXXIV., S. 233.
1873. GRABER (V.). — Ueber den propulsatorischen Apparat der Insecten. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. IX, p. 129.
1938. GRASSÉ (P.) et LESPÉRON (L.). — Notes histologiques et biologiques sur une larve de Coléoptère termitophile *Troctontus silvestrii* n. sp. *Arch. zool. Exp. et Gén.*, t. LXXXIX, p. 463.
1884. GRASSI (B.). — Intorno all'anatomia dei tisanuri. *Arch. Ital. Biol.*, t. v.
1933. GREEN (T.-L.). — Some aspects of the metamorphosis of the Alimentary System in the Wasp. *Vespa Vulgaris* (Hymenoptera). *Proc. Zool. Soc., London*, p. 629.
1900. GROSS (K.). — Untersuchungen über dat Ovarium der Hemipteren, Zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage. *Zeit. f. wiss. Zool.* Bd LXIX.
1915. HARNISCH (W.). — Ueber den männlichen bagattungsapparat ewiger Chrysomeliden. *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd CXIV.
1920. HASEMAN (L.). — The structure and metamorphosis of the Alimentary canal of the larva of *Psychoda alternata* Say. (Diptera) *Ann. Entom. Soc. of America*, t. III, p. 277.
1911. HEGNER (R.-W.). — The effects of Killing Parts of the Eggs of *Leptinotarsa decemlineata* Say. *Biol. Bull.*, t. XX, p. 237.
1889. HEIDER. — Die Embryonalentwickelung von *Hydrophilus piceus*. *Iena*.
1872. HEINEMANN (C.). — Ueber die Leuchtorgane der bei vera Cruz vorkommenden Leuchtkaefer. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd VIII, S. 461.

1904. HENNEGUY (L.-Fl.). — Les insectes. *Masson et Cie. Paris.*
1930. HENSON (H.). — On the development of the Mid Gut in the Larval Stages of *Vanessa urticae* (Lepidoptera). *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, t. LXXIV, p. 321.
1931. HENSON (H.). — The structure and Post Embryonic development of *Vanessa urticae* (Lepidoptera). *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, t. LXXIV, p. 321.
1891. HEYMONS (R.). — Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtorgane von *Phyllodromia (Blatta) germanica*. *Zeit. wiss. Zool.*, Bd LIII, S. 434.
1895. HEYMONS (R.). — Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung monographisch bearbeitet. *Iena.*
1909. HOLLANDE (A.-Ch.). — Contribution à l'étude du sang des Coléoptères *Arch. Zool. exp.*, 5^e S., t. II, p. 271.
1911. HOLLANDE (A.-Ch.). — Étude histologique comparée du sang des insectes à hémorrhée et des insectes sans hémorrhée. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 5^e S., t. VI, p. 283.
1920. HOLLANDE (A.-Ch.). — La formation du pigment brun-noir (melanine) au cours de la phagocytose chez les insectes. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXIII, p. 726.
1920. HOLLANDE (A.-Ch.). — Modification de la méthode de Prenant par l'insolubilisation de l'éosine dans l'alcool au moyen de l'acide phosphomolybdique. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, t. LIX, p. 726.
1921. HOLLANDE (A.-Ch.). — La cellule péricardiale des insectes. *Arch. Anat. Micros.*, t. XVIII, p. 85.
1930. HOLLANDE (A.-Ch.). — La digestion des bacilles tuberculeux par les leucocytes du sang des chenilles. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, t. LXX, p. 231.
1896. HOLMGREEN (E.). — Die trachealen Endverzweigungen bei den Spinndrüsen der Lepidopterenlarven. *Anat. Anz. Centr.* Bd XI.
1933. HOOP (M.). — Häutungshistologie einiger Insekten. *Zool. Jahrb. Anat.*, Bd LVII, S. 433.
1918. HUFNAGEL (A.). — Recherches histologiques sur la métamorphose d'un lépidoptère. (*Hyponomeuta padella* L.) Thèse Paris et *Arch. Zool. exp. et Gén.*, t. LVII, p. 47.
1906. HULST (F.-A.). — The histolysis of the musculature of *Culex pun-gens* during metamorphosis. *Biol. Bull.*, vol. XI, n° 6, p. 277.
1918. ITO (H.). — On the glandular nature of the *Corpora allata* of Lepidoptera. *Bull. imp. Tokyo Seric. College*, t. I, p. 63.
1923. ITO (H.). — Les tubes de Malpighi de *Gnathocerus cornutus* pendant la métamorphose. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, t. LVII.

1898. KARAWAIEW (W.). — Die nactembryonale. Entwicklung von *Lasius flavus*. *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. XLIV, S. 385.
1899. KARAWAIEW (W.). — Ueber Anatomie und metamorphose des Darmkanals der Larve von *Anobium paniceum*. *Biol. Centralb.*, Bd. IX.
1924. KEILLIN (D.). — On the appearance of gas in the tracheae of insects. *Proc. Cambridge Phil. Soc. Biol. Sc.*, t. I, p. 63.
1901. KELLOGG (V.-L.). — Phagocystis in the postembryonic development of the Diptera. *American Naturalist*, vol. XXXV, p. 383.
1902. KELLOGG (V.-L.). — The development and homology of the mouth-parts of insects. *American Naturalist*, vol. XXXVI, p. 683.
1918. KIELICH (J.). — Beiträge zur kenntnis der Insectenmuskeln. *Zool. Jahrb., Abt. f. Anat.*, Bd. XL, S. 515.
1936. KOCH (H.-J.-A.). — Recherches sur la physiologie du système trachéen clos. *Acad. Roy. Belg. Cl. des Scien., mém. cl. Sc.*, t. XVI.
1857. KOELLIKER (Von A.). — Zur feineren Anatomie der Insecten. *Verhandl. d. phys. med. Gesellsch. Würzburg*, Bd. VIII.
1888. KOELLIKER (Von A.). — Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. *Zeit. f. wiss. Zool.*, t. XLVII, p. 689.
1889. KOELLIKER (Von A.). — Handbuch der Gewebslehre der Menschen (6. Auflage p. 95, *Leipzig*).
1921. KOEPPEN (A.). — Die feineren verastelungen der tracheen, nach untersuchungen an *Dytiscus marginalis* L. *Zool. Anzeig.* Bd. S. 132.
1907. KOHLER (A.). — Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. *Zeit. f. wiss. Zool.* Bd. 87.
1886. KORSCHOLT (E.). — Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschudenen Elemente der insecten ovariums. *Zeit. f. wiss. Zool.* Bd. XLIII.
1885. KOWALEVSKY (A.). — Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden. *Zool. Anz.*, Bd. XIII, S. 98, 123, 153.
1886. KOWALEVSKY (A.). — Zum Verhalten des Nückengefäßes und guirlandenförmigen Zellengstrangs der Musciden während der Metamorphose. *Biol. Centralb.*, Bd. VI, p. 74.
1926. KREMER (J.). — Die Metamorphose und ihre Bedeuteing für die Zellforschung. I Insecta. *Zeit. f. mikr. Anat. Forschung*, Bd. IV, S. 290.
1924. KUHLE (W.). — Der feinere Bau des Circulationssystems von *Dytiscus marginalis*. *Zool. Jahrb., Anat.*, Bd. XLVI, S. 75.
- 1875-1878. KUNCKEL d'HERCULAIS (J.). — Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles, insectes diptères de la famille des Syrphides. *Paris*.
1873. KUPFFER (C.). — Das Verhaeltniss von Drüsennerven zu Drüsenzellen *Arch. f. mikr. Anat.*, t. IX, p. 387.

1898. LECAILLON (A.). — Recherches sur l'œuf et sur le développement embryonnaire de quelques chrysomélides. *Thèse Paris*.
1899. LEGER (L.) et DUBOSQ (O.). — Sur les tubes de Malpighi des grillons *C. R. Soc. de Biol.* 11^e sér., t. I.
1938. LEPESME (P.). — Note préliminaire sur la Cytologie du sang des Acridiens. *Bull. Soc. histoire nat. Afrique du Nord*, t. XXIX, p. 241.
1933. LERMA (B. de). — I *Corpi faringei* degli ortotteri. Prova sicura della esistenza di glandole endocrine negli artropodi. *Atti della reale Acad. Naz. dei Lincei Rendiconti. Classe di Sc. Fisiche, mat. et Naturale*, vol. XVII, 1^{er} semestre.
1935. LESPERON (L.). — Recherches cytologiques et expérimentales sur la sécrétion de la soie et sur certains mécanismes excréteurs chez les insectes. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, t. LXXIX, p. 1.
1886. LEYDIG. — *Traité d'histologie* (traduction française).
1885. LEYDIG (F.). — Zelle und Gewebe. Neue Beiträge zur Histologie des tierkörpers. *Bonn*.
1885. LIMBECK (R.). — Zur kenntnis des Baues der insektenmuskeln. *Sitz. Ber d. Akad. d. wiss. Wien.*, Bd. XCI, S. 322.
1936. LISON (L.). — L'appareil pulsatile du tube de Malpighi chez *Tenebrio molitor*. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, t. 67, p. 41.
1937. LISON (L.). — Sur la structure de la région cryptosolénisée chez les Coléoptères *Tenebrio molitor*. L. et *Dermestes lardarius* L. *Acad. Roy. Belg. Bull. cl. des Scienc.* 3, t. XXIII, p. 317.
1938. LISON (L.). — Sur la structure et l'histophysiologie des tubes de Malpighi chez le Doryphore. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXXIX, n^o 32, p. 873.
- 1890-1891. LOWNE (B.). — The Anatomy, Physiology, Morphology, and Development of the Blow-fly. (*Calliphora erythrocephala*.) 2 vol. *London*.
1762. LYONNET (P.). — *Traité anatomique de la chenille qui ronge le bois de saule*. *Ed. Haag. La Haye*.
1930. MARCUS (B.-A.). — Untersuchungen über die Malpighischen gefässe bei käfern. *Zeit. f. Morph. und Oekder Tiere*, t. XIX, S. 609.
1909. MASSONAT (E.). — Contribution à l'étude des pupipares. *Ann. univers. de Lyon, nouv. sér. I Scien. Médecine*, Fasc. XXVIII.
1908. MEGUSAR (F.). — Die regeneration der Coleopteren. *Arch. für Entw. mech. der Organismen*, t. XXV, p. 148.
1860. MEINERT (Fr.). — Bidrag til de danske myrers Naturhistorie. Det Kong. danske Videnskab. Selskabs Skrifter, 5te R. *Naturv. og Mathem. Afdeling*, t. V, Kjöbenhavn.
1906. MERCIER (M.-L.). — Les processus phagocytaires pendant la métamorphose des batraciens anoures et des insectes. *Thèse Nancy et Arch. Zool. Exp. et Gén.*, t. V, p. 1.

1908. METALNIKOV (S.). — Recherches expérimentales sur les Chenilles de *Galleria mellonella*. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 4^e sér., t. VIII, p. 489.
1927. METALNIKOV (S.). — L'infection microbienne et l'immunité chez la mite des abeilles (*Galleria mellonella*) *Monographie de l'Inst. Past. Paris*.
1849. MEYER (H.). — Ueber die Entwicklung des Fettkoerpers, der tracheen und der keimbereitenden geschlechtstheile bei den Lepidopteren *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. I, p. 175.
1900. MIALI (L.-C.). and HAMMOND (A.-R.). — The harlequin fly (*Chironomus*) *Clarendon Press., Oxford, England*.
1897. MOBILZ (A.). — Ueber den Darmkanal der Anthrenuslarve. *Arch. Naturg.*, LXIII, Bd. I, S. 88.
1934. MURRAY (F.-W.) et TIEGS (O.-W.). — The metamorphosis of *Calandra oryzae*. *Quart. Journ. micr. Sc., London N. B.*, t. LXXVII, p. 405.
- 1923-1924. MUTKOWSKY (R.-A.). — Studies on the blood of insects. 1^o The composition of the blood. *Bull. Brooklyn Entom. Soc.*, t. XVIII, p. 127. 2^o The structural elements of the blood. *Ibid.*, t. XIX, p. 4. 3^o The coagulation and clotting of insect blood. *Ibid.*, t. XIX, p. 128.
1913. NABERT (A.). — Die *Corpora allata* der Insekten. *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. CIV, p. 181.
1900. NEEDHAM (J.-G.). — Some général features of the metamorphosis of the flag weevil *Mononychus vulpeculus* Fabr. *Biol. Bull.*, vol. I, n^o 4, p. 179.
1915. NELSON (J.-A.). — Embryology of the honey bee. *Princeton N. J.*
1837. NEWPORT (G.). — On the temperature of insects and its connection with the fonctions of respiration and circulation in the class of invertebrated animals. *Philos. transact.*
1906. NUSBAUM. — Cité par O. Plugfelder (1937).
1912. OBERLÉ (E.). — Das Blutgefässsystem von *Dytiscus marginalis*. Marburg. *Journ. of Morphol.*, t. L, p.
1930. OERTEL (E.). — On the Metamorphosis of the Honey bee *Journ. of Morphol.*, t. L, p.
1920. PAILLOT (A.). — La phagocytose chez les insectes. *C. R. Soc. Biol.* t. LXXXIII, p. 425.
1923. PAILLOT (A.). — Les maladies bactériennes des insectes. *Thèse Paris*.
1898. PANTEL (J.). — Monographie d'une larve parasite du groupe des Tachynaires (*Thrixion haledaye num*). *La cellule*, t. 15.

1936. PATAY (R.). — Physiologie du Cryptonéphridisme chez la larve du Coléoptère *Tenebrio molitor* L. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. LXI, p. 207.
1937. PATAY (R.). — Quelques observations anatomiques et physiologiques sur le Doryphore. *Bull. Soc. Scient. Bret.*, t. XIV, fasc. I, p. 1.
1937. PATAY (R.). — La cellule en coupole des tubes de Malpighi périrectaux du Doryphore. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXXV, p. 439.
1937. PATAY (R.). — Anatomie, histologie et physiologie des tubes de Malpighi du Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* Say. Coléoptère Chrysomélide). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. LXII, p. 174.
1937. PATAY (R.). — Sur la régénération des pattes chez le Coléoptère chrysomélide *Leptinotarsa decemlineata* Say. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXXVI, p. 283.
1939. PATAY (R.). — L'appareil trachéen du Doryphore. Congrès de l'A. F. A. S. *Rev. Zool. Agric.* fasc. I. (sous presse).
1930. PATERSON (N.). — Studies on the chrysomelidae. *Proc. Zool. Soc. London*, t. p. 627.
1935. PATERSON (N.). — Observations on the Embryology of *Corynodes pusis* (Coléoptère chrysomélide). *Quart. Journ. Micr. Sc.*, t. LXXVIII, p. 91.
1916. PAYNE. — In N. Paterson. 1930.
1902. PÉREZ (Ch.). — Contribution à l'étude des métamorphoses. *Thèse Paris et Bull. Scient. Fr. et Belg.*, t. XXXVII, p. 195.
1908. PÉREZ (Ch.). — Réseau de soutien du cœur chez les muscides. *C. R. Soc. Biol. Bordeaux*.
1910. PÉREZ (Ch.). — Recherches histologiques sur la métamorphose des muscides *Calliphora erythrocephala* Mg. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 5^e sér., t. IV, p. 1.
1911. PÉREZ (Ch.). — Observations sur l'histolyse et l'histogénèse dans la métamorphose des vespides. *Mem. Acad. Roy. Belg.*, (2), t. III, p. 1.
1911. PÉREZ (Ch.). — Disques imaginaires des pattes chez le *Phyfonomus adpersus* Fabr. *C. R. Soc. Biol.*, t. 71.
1895. PEYTOUREAU (S.-A.). — Contribution à l'étude de la morphologie de l'armure génitale des insectes. *Rev. Biol. du Nord de la France*, t. VII, p. 54.
1937. PLUGFELDER (O.). — Bau, Entwicklung und Funktion der *Corpora allata* und *Cardiaca* von *Dixippus morosus* Por. *Zeit. f. wiss. Zool.* Bd. CIL, p. 477.
1935. POISSON (R.) et PATAY (R.). — *Beauveria doryphorae*, n. sp., Muscardine parasite du Doryphore. *C. R. Acad. Scien.*, t. CC, p. 961.

1938. POISSON (R.) et PATAY (R.). — Sur quelques modalités de la régénération des pattes et des ailes chez la larve du Doryphore : *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coléoptère chrysomélide). *C. R. Soc. Biol.*, t. CXXIX, p. 126.
1924. POISSON (R.). — Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, t. LVIII, p. 49.
1926. POISSON (R.). — L'*Anisops producta* Fieb. Observations sur son anatomie et sa biologie. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, t. LXV, fasc. 4, p. 181.
1934. POLL (M.). — Recherches histophysiologiques sur les tubes de Malpighi de *Tenebrio molitor* L. *Réc. Inst. Zool. Torley Rousseau*, t. V, fasc. 2, p. 74.
1936. POLL (M.). — Contribution à l'étude de l'histophysiologie de l'appareil urinaire des larves de Myrmeleontides. *Mém. du Musée Roy. d'Hist. Nat. Belg. (Mel. P. Pelseneer)* 2^e sér. fasc. 3, p. 636.
1911. PORTIER (P.). — Recherches physiologiques sur les insectes aquatiques. *Thèse Paris*.
- 1904-1905. POWEL (P.-B.). — The Development of wings of certain beetles and some studies on the origin of the wings of insects. *Journ. New-York, Ent. Soc.*, t. XII, p. 237, t. XIII, p. 5.
1910. POYARKOFF (E.). — Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère (La Galerue de l'Orme) *Thèse Paris*, et *Arch. Anat. micros.*, t. III, p. 293.
1900. PRENANT (A.). — Cellules trachéales des Oestres. *Arch. Anat. Micr.*, t. III, p. 293.
1902. PRENANT (A.). — Formations particulières dans le tissu conjonctif interstitiel du muscle vésical du Brochet. *Arch. Anat. Micr.*, t. V, p. 191.
1890. RAMON Y CAJAL (S.). — Coloration par la méthode de Golgi des terminaisons des trachées et des nerfs dans les muscles des ailes des insectes. *Zeit. f. wiss. Mikr.*, Bd. VII.
1884. REES (R. Van). — Over intracellulaire spijsverteering en over de beteekenis der withe bloedlichaampjes. *Maanblad voor Natuurwetenschappen*.
1925. RÉMY (P.). — Contribution à l'étude de l'appareil respiratoire et de la respiration chez quelques invertébrés. *Thèse Nancy*.
1897. RENGEL (C.). — Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* Während der Metamorphose. *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. LXII, S. 1.
1912. RIEDE (E.). — Vergleichende untersuchung der Sauerstoffversorgung in den insectenovarieren. *Zool. Jahrb. abt. f. allg. Zool.*, Bd. XXXII, S. 231.

1936. ROBILLARD (J.). — Métamorphose du tube digestif chez le Bracônide *Microgastes glomeratus*. *Trav. de la Station Biol. de Roscoff* fasc. 14, p. 63.
1937. ROOSEBOOM (M.). — Contribution à l'étude de la cytologie du sang de certains insectes. *Arch. Néerland. Zool.*, t. II, p. 432.
1937. SABURO SAITO. — On the Development of the tusser *Antheraea pernyi* guerini-Meneville, with special reference to the comparative embryology of insects. *Journ. of the Fac. of Agric. Hokkaido Imp. Univ.*, vol. XL, Pt 2 nov.
1907. SANCHEZ (D.). — L'appareil réticulaire de Cajal-fusari des muscles striés. *Trav. Lab. Rech. Biol. Univ. Madrid*, t. V, p. 155.
1824. SAY (T.). — Description of *Doryphora decemlineata* n. sp. *Journ. Acad. Nat. Sci. Philad.*, vol. 3, part. II, p. 453.
1925. SHARP (D.) and MUIR (F.). — The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. *Trans. Ent. Soc. London*, p. 477.
1933. SCHARER (B.) and HADORN (E.). — The Structure of the ring-gland (*Corpus allatum*) in normal and lethal larvae of *Drosophila melanogaster*. *Proc. of the Nat. Acad. of Sc. of U. S. A.*, vol. XXIV, p. 236.
1865. SCHULTZE (M.). — Zur Kenntniss der Leuchtorgane von *Lampyrus splendidula*. *Archiv f. Mikr.* Bd. I, S. 124.
1901. SINETY (R. de). — Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. *La cellule*, t. XIX, p. 117 et *Thèse Sc. Paris*.
1924. SINGH PRUTHI (H.). — On the Development of the Ovipositor and the Efferent genital Ducts of *Tenebrio molitor*. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 869.
1925. SINGH PRUTHI (H.). — The morphology of the male genitalia of *Rhynchota*. *Trans. Ent. Soc. L.* p. 127, 267.
1859. SIRODOT (S.). — Recherches sur les sécrétions chez les insectes. *Thèse Paris*.
1924. SNODGRASS (R.-E.). — Anatomie and metamorphose of the apple Maggot *Rhagoletis pomonella* walsh. *Journ. agric. Research*, vol. XXVIII, p. 1.
1935. SNODGRASS (R.-G.). — Principles of Insect morphology. 1 vol. *Mc Graw-Hill Book Company. Inc, New-York and London*.
1912. STENDELL. — Beiträge zur Kenntnis der Oenocyten von *Ephestia kuehniella* seller. *Zeit. f. wiss. Zool.* Bd. CII, Heft 1, S. 136.
1828. STRAUSS-DURKHEIM (H.). — Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés. *F. G. Levrault, Paris-Strasbourg*.
1913. STRINDBERG (H.). — Embryologische Studien an Insekten. *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. CVI, S. I.

1900. SUTTON (W.-S.). — In Henneguy, 1904, p. 651.
1898. TERRE (L.). — Sur les troubles physiologiques qui accompagnent la métamorphose des insectes holométaboliens. *C. R. Soc. Biol.*
1899. TERRE (L.). — Contribution à l'étude de l'histolyse et de l'histogénèse du tissu musculaire chez l'abeille. *C. R. Soc. Biol.* p. 896.
1908. THULIN (I.). — Studien über den zusammenhang granulaerer, interstitieller zellen mit den Muskelfasern. *Anat. Anz.* XXXIII, p. 193.
1922. TIEGS (C.-W.). — Researches in the insect metamorphosis. *Trans. and Proc. of the Roy. Soc. South Australia*, vol. XLVI, p. 322.
1938. TIEGS (C.-W) et MURRAY (Fl. V.). — The Embryonic Development of *Calandra oryzae*. *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, t. LXXX, p. 159.
1936. TIRELLI (M.). — Nuove osservazioni sulla morfologia e sul meccanismo funzionale dei vasi di Malpighi in *Chloeon dipterum*. *Ann. Biol.* 1938, 3^e sér., t. XIII, fasc. VI, 2^e part.
1903. TOWER (W.-L.). — The origin and development of the wings of Coleoptera. *Zool. Jahrb., Anat.*, Bd. XVII, S. 517.
1918. TOWER (W.-L.). — The mechanism of evolution in *Leptinotarsa decemlineata* (Say). *Carnegie Inst. of Washington*, publ. 263.
1902. VANEY (A.). — Contributions à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. *Ann. Univ. de Lyon*, nouv. sér. I Scien., fasc. 9.
1925. VEJDOVSKY. — Cellules adipeuses et oenocytes dans la nymphose de l'abeille. *La cellule*, t. XXXV, p. 63.
1902. VERATTI (E.). — Sur la fine structure des fibres musculaires striées. *Arch. ital. de Biol.*, t. XXXVII, p. 449.
1935. VERGNE (M.). — Contribution à l'éthologie et au développement post-embryonnaire de quelques hyménoptères prédateurs (Sphégiens) en particulier de *Philanthus triangulum* F. Thèse Clermont-Ferrand.
1900. VERNON (A.). — Beitrag zur Oenocyten Litteratur. *Zool. Anz.* Bd. XXIII, S. 657.
1899. WAHL (B.). — Ueber das Tracheensystem und imaginalscheiben der Larve von *Eristalis tenax*. *Arb. der Zool. Inst. Wien.*, Bd. XII Heft I.
1889. WHEELER (W.-M.). — The embryology of *Doryphora decemlineata*. *Journ. of Morph.*, t. III, p.
1938. WHEDON (A.-D.). — The Aortic diverticula of the Odonata. *Journ. of Morph.*, t. LXIII, p. 229.
1863. WEISMANN (A.). — Die Entwicklung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an *Chironomus* sp., *Musca vomitoria* und *Pulex canis*. *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. XIII.

1864. WEISMANN (A.). — Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophago carnaria*. *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. XIV, S. 187.
1882. WIELOWIEJSKI (H.-R. Von). — Studien über die Lampyriden. *Zeit. f. wiss.* Bd. XXXVII, S. 354.
1890. WIELOWIEJSKI (H.-R. Von). — Contribution à l'histoire des organes lumineux chez les insectes. *Bull. Scient. Fr. et Belg.*, t. XXII.
1907. WIELOWIEJSKI (H.-R. Von). — Morphologie et génèse des Coléoptères *Arbeit. der Zool. Inst. der Univer. Wien.*, Bd. XVI S.
1930. WIGGLESWORTH (V.-B.). — A theory tracheal respiration in insects. *Proc. Roy. Soc. London*, B. CVI, p. 229.
1934. WIGGLESWORTH (V.-B.). — The Physiology of Ecdysis in *Rhodnius prolixus*. II Factors controlling Moulting and Metamorphosis. *Quart. Journ. micr. Sc.* vol. LXXVII, p. 191.
1936. WIGGLESWORTH (V.-B.). — The function of the *Corpus allatum* in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus*. *Quart. Journ. micr. Sc.* vol. LXXIX, p. 91.
- 1916-1917. WILLIAMS (F.-X.). — Photogenic organs and embryology of Lampyrids. *Journ. Morph.*, t. XXVIII, p. 145.
1890. WISTINGHAUSEN (C. von). — Über tracheenendigungen in den Sericterien der Raupen. *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. IL.
1937. WRAY (D.-L.). — The Embryology of *Calandra callosa* Olivier, the Southern Corn Billbug. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, r. XXX, p. 361.
1933. YEAGER (J.-F.) and KNIGHT (H.-H.). — Microscopic observations on blood coagulation in several different species of insects. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, t. XXVI, p. 591.
1911. ZICK (K.). — Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklungsgechichte der Genitalorgane bei Lepidoptera. *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. 98, S. 430.
-

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

L'excrétion chez les Insectes.

Vu et approuvé :

Paris, le 29 Juillet 1939

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

G. ROUSSY

IMP. OBERTHUR, RENNES—PARIS
(4967-39.)

